

SÉRIE A N° 6.

N° D'ORDRE

6.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

Henri NEUVILLE

LICENCIÉ ÈS SCIENCES

(Zoologie, Physiologie générale, Embryologie générale, Botanique).

PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE PARIS.

1^{re} THÈSE. — ZOOLOGIE : CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA VASCULARISATION INTESTINALE CHEZ LES CYCLOSTOMES ET LES SÉLACIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 28 Mars 1901 devant la Commission d'examen

MM. MUNIER-CHALMAS..... *Président.*

CHATIN } *Examineurs.*

MATRUCHOT }

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1901

SÉRIE A n° 6.

N° D'ORDRE

6.

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

Henri NEUVILLE

LICENCIÉ ÈS SCIENCES

(Zoologie, Physiologie générale, Embryologie générale, Botanique).

PRÉPARATEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE PARIS.

1^{re} THÈSE. — ZOOLOGIE : CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA VASCULARISATION INTESTINALE CHEZ LES CYCLOSTOMES ET LES SÉLACIENS.

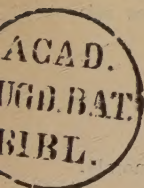
2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2 Mars 1901 devant la Commission d'examen

MM. MUNIER-CHALMAS..... *Président.*

CHATIN } *Examinateurs.*

MATRUCHOT }



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1901

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	Gaston DARBOUX, <i>Professeur</i> . Géométrie supérieure.
Professeur honoraire...	TROOST.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ. Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD..... Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ..... Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Y. DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
Professeurs	Gaston BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE Chimie.
	MUNIER-CHALMAS..... Géologie.
	GIARD..... Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF..... Astronomie physique.
	KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN..... Géographie physique.
	GOUSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN..... Histologie.
	PELLAT..... Physique.
	HALLER..... Chimie organique.
	H. MOISSAN..... Chimie.
	PUISEUX..... Mécanique et Astronomie.
	RIBAN Chimie analytique.
	RAFFY..... Analyse et mécanique.
	LEDUC..... Physique.
Professeurs adjoints ..	MATRUHOT Botanique.
	HAUG..... Géologie.
	HADAMARD..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	P. JANET..... Physique (Enseign ^t P. C. N.
Secrétaire	FOUSSEREAU.

A

Monsieur Henri FILHOL

MEMBRE DE L'INSTITUT
MEMBRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
PROFESSEUR AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

Hommage respectueux et reconnaissant.

CONTRIBUTION

A L'ÉTUDE DE LA VASCULARISATION INTESTINALE

CHEZ LES CYCLOSTOMES ET LES SÉLACIENS

Par M. HENRI NEUVILLE.

INTRODUCTION

C'est en poursuivant des recherches sur la morphologie générale de l'appareil circulatoire chez divers animaux vertébrés, que j'ai été amené à étudier le système porte hépatique des Cyclostomes et des Sélaciens, ou, plus généralement, leur vascularisation intestinale.

Les animaux sur lesquels portaient mes premières recherches étaient : d'une part, les Sélaciens, et, d'autre part, les Mammifères aquatiques. J'avais été frappé par certaines analogies entre les systèmes circulatoires de ces deux groupes : les *reta mirabilia*, ou *plexus*, et les *sinus sanguins*, s'y rencontrent, en effet, d'une manière parallèle, offrant une structure qui paraît identique dans certains cas, et affectant, d'une manière générale, les mêmes organes.

Plus soucieux de trouver des liens physiologiques ou évolutifs entre ces diverses dispositions, que de découvrir quelque nouveauté dans leur topographie, j'entrepris d'étudier, chaque fois que l'occasion s'en rencontrerait, les animaux dont l'appareil circulatoire présente ces particularités. En m'entourant, d'autre part, de renseignements précis sur leur mode de vie, j'espérais arriver à trouver,

sinon une raison unique, tout au moins un ensemble de raisons pouvant expliquer l'existence de particularités identiques chez des êtres aussi différents que le sont, par exemple, les Squales et les Cétacés.

Je ne puis ici discuter, ni même passer en revue, les théories imaginées au sujet du rôle des plexus et des sinus sanguins (1). Je me bornerai à dire que, si ces théories sont applicables à certains cas, elles ne sauraient pour cela être générales, puisqu'elles ne peuvent s'appliquer à tous les cas révélant une morphologie identique. Ces théories ne sauraient expliquer, par exemple, la présence de sinus veineux sus-hépatiques à la fois chez les Mammifères aquatiques et chez les Sélaciens, ni la présence de ces sinus chez certains de ceux-ci, tandis que d'autres, soumis à des conditions de milieu identiques, en sont dépourvus. Ici comme ailleurs l'adaptation doit être la règle, mais que de choses interviennent pour rendre difficile la connaissance des rapports de cause à effet.

J'ai donc été amené à étudier assez longuement le système sanguin hépatique des Sélaciens, et je suis arrivé à conclure que les conditions de milieu *actuelles* n'y influencent pas les variations si considérables du sinus sus-hépatique, tandis que des considérations d'ordre évolutif expliquent au contraire ces variations.

D'autre part, en étudiant ainsi le système porte des Sélaciens, mon attention s'est trouvée attirée sur les différences que présentent leur vascularisation intestinale et celle des autres Vertébrés, y compris les Téléostéens. Bien connue chez les Vertébrés supérieurs, où elle relève de deux systèmes : sanguin et lymphatique, et ne laisse place aux discussions que sur des détails de fine structure, la vascularisation intestinale peut encore, chez les Poissons, et surtout chez les Élasmodontes, donner naissance à de nombreuses controverses.

(1) On consultera avantageusement, à ce point de vue, les *Leçons d'anatomie comparée* de Meckel.

Dans ses célèbres *Leçons sur l'anatomie et la physiologie comparées*, Henri Milne-Edwards signalait, il y a un demi-siècle, l'imperfection des connaissances acquises sur les chylifères des Poissons. Malgré des travaux considérables, et marquant dans cette voie de fort grands progrès depuis la publication de l'ouvrage de Henri Milne-Edwards, Wiedersheim se voit obligé de faire une remarque identique dans ses *Leçons sur l'anatomie comparée des Vertébrés*.

Cette question des chylifères, c'est-à-dire des voies absorbantes, des Poissons, se confond avec celle de leurs vaisseaux sanguins. Ainsi s'explique le titre de cette étude, qui étudiera et l'appareil sanguin intestinal et l'appareil longtemps décrit comme lymphatique intestinal, ou chylifère.

Ce travail constituant une thèse de doctorat, ce sera pour moi un plaisir, plutôt qu'un devoir, de me conformer à l'usage d'après lequel, en commençant une thèse, on présente aux maîtres qui ont bien voulu en favoriser l'élaboration l'hommage reconnaissant qui leur est dû.

C'est tout d'abord à M. le professeur Henri Filhol que je dois présenter cet hommage. C'est à cet excellent Maître que je dois ce que je suis, au double point de vue scientifique et universitaire. Qu'il veuille bien accepter la dédicace de cette thèse comme un faible témoignage de ma gratitude.

Qu'il me soit ensuite permis de rendre hommage à la Mémoire de deux Maîtres trop tôt disparus : Georges Pouchet et Alphonse Milne-Edwards. C'est sous le professorat du premier que j'ai fait mes débuts au Muséum, et le second, comme directeur de cet établissement, a bien voulu m'accorder, à diverses reprises, de précieuses facilités de travail.

M. Edmond Perrier, directeur du Muséum, en publiant la présente étude dans les *Annales des Sciences naturelles*, m'a fait un honneur dont je ne saurais trop le remercier.

Je réunirai, dans un même sentiment de reconnaissance, le nom de trois de mes Maîtres de la Faculté des Sciences :

MM. J. Chatin, Dastre et Giard, dont les Cours ont été si fructueux pour moi, comme pour tant d'autres, et dont la bienveillance à mon égard ne s'est jamais démentie.

Je dois enfin remercier tout spécialement M. le D^r A. Pettit, mon collègue au Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum, pour l'aide constante qu'il a bien voulu apporter à mes travaux. Depuis de longues années, j'ai eu en lui un guide sûr et aimable pour l'étude des questions d'anatomie fine dont il s'est fait une spécialité.

D'autre part, je ne saurais oublier que quelques-uns des matériaux qui ont servi à élaborer ce travail ont été recueillis au cours des voyages qu'il m'a été permis de faire, comme naturaliste, à bord du navire du Prince de Monaco. Je me fais un plaisir de le signaler ici.

HISTORIQUE (1)

La vascularisation intestinale des Cyclostomes et des Sélaciens, comme celle de tous les Poissons en général, a été étudiée par un grand nombre d'auteurs qui, sans s'attacher plus spécialement à cette vascularisation, l'ont décrite en même temps que l'appareil digestif ou que l'appareil circulatoire de cette classe de Vertébrés (2). Les notions que l'on trouve ainsi sur ce sujet, disséminées de part et d'autre, dans des travaux d'ensemble ou dans des monographies, sont considérables. Elles sont néanmoins assez peu variées, quant au fond. Les recherches sur la topographie de l'appareil circulatoire des Poissons se sont continuées avec succès jusque dans ces dernières années, surtout en raison des discussions auxquelles a donné lieu l'absence de démarcation entre le territoire reconnu comme sanguin et le territoire dit lymphatique. Quant aux recherches sur l'anatomie fine de cet appareil vasculaire, recher-

(1) Les numéros entre crochets [] renvoient à l'Index bibliographique.

(2) P. Mayer [2] a cependant étudié spécialement la circulation dans les organes : *Kreislaufsorganen* (Voy. p. 27 et 94 pour plus de détails).

ches qui ont été inaugurées par Leydig, elles ont donné lieu, depuis, à une foule d'excellents travaux qui sont tous unanimes à reconnaître le caractère énigmatique de certains détails d'organisation.

Dans ces deux ordres de recherches, les débats sont loin d'être clos.

Je ferai séparément et successivement l'histoire des principales découvertes faites dans les domaines de l'anatomie macroscopique et de l'anatomie microscopique, c'est-à-dire de l'*Anatomie* et de l'*Histologie*, et je séparerai, pour le premier de ces deux domaines, l'étude du système sanguin de celle du système décrit comme lymphatique ou chylifère.

Sans avoir la prétention de résumer les innombrables travaux parus sur ce sujet, je ne m'en attacherai pas moins à indiquer, aussi fidèlement que possible, les principales étapes marquées jusqu'ici dans cette voie. Je tracerai ainsi un exposé d'ensemble de la question.

ANATOMIE

A. — Vascularisation sanguine.

Claude Perrault [4], qui a publié en 1676 une étude anatomique, fort remarquable pour son époque, du Renard marin (*Alopias vulpes* L.), passe sous silence l'appareil circulatoire ; il a pourtant étudié particulièrement, et même figuré, l'intestin valvulaire. C'est à lui que doit être attribuée la découverte de la valvule spirale, qu'il appelle « *vis en coquille* » et dont il a reconnu la nature et l'origine membraneuses.

Monro [2] en 1785, dans son ouvrage sur l'anatomie et la physiologie des Poissons, donne les premiers renseignements précis sur la circulation en général, et sur le système porte en particulier. Il décrit notamment le *sinus veineux sus-hépatique*. Cet ouvrage est accompagné de bonnes figures qui en facilitent la compréhension.

Hœnlein publia, en 1808, une description du système de la veine porte. Il étudia les Poissons, et, en injectant du mercure dans la veine porte de *Cyprinus alburnus*, il vit se remplir en même temps le système des veines cardinales, fait dont la possibilité fut niée ensuite par Jacobson.

En 1822, Magendie et Desmoulins publièrent une étude anatomique de la Lamproie, étude remarquable non seulement par les détails qu'elle donne sur l'anatomie des Cyclostomes, mais encore par l'interprétation de ces détails. Après avoir rappelé les travaux de Duméril et Home sur l'anatomie des Lamproies, Magendie et Desmoulins font remarquer que dans toute sa longueur l'intestin est parcouru par un vaisseau sanguin d'une ligne de diamètre (1) dont le calibre est saillant dans la cavité, et non à l'extérieur, où il n'est apparent que par un raphé blanchâtre déjà signalé par Duméril. « Ce vaisseau, ajoutent Magendie et Desmoulins, est le prolongement de la seconde des quatre branches vasculaires qui, dix-huit lignes en avant de l'anus, se rendent, sous forme de bride, à l'intestin isolé, dont elles établissent ainsi la seule communication avec le système circulatoire de l'animal. Cette absence de mésentère et cet isolement des vaisseaux est une expérience toute faite par la Nature pour prouver l'absorption intestinale par les vaisseaux sanguins. »

Magendie et Desmoulins font suivre cette description d'une comparaison purement extérieure entre l'intestin de l'Esturgeon et celui de la Lamproie. Ils en concluent que chez celui-là comme chez celle-ci « l'absorption intestinale se fait nécessairement par les veines, dans la partie la plus postérieure de l'intestin ». Duvernoy avait vu le repli intestinal de la Lamproie, sans en voir la structure ni l'importance au point de vue de la vascularisation.

En 1826, Rathke [2] signale la grande variété qui existe dans la disposition du système de la veine porte chez les

(1) La taille du sujet n'est pas mentionnée.

Poissons, « variété que l'on aurait déjà pu soupçonner en se fondant sur le principe expérimental connu, que l'oscillation dans la forme d'un seul et même appareil ne commence à se fixer que dans les animaux des classes supérieures ». Rathke n'a étudié que les Poissons osseux et la Lamproie. Il réduit à cinq types les variations du système porte hépatique :

1° Toutes les veines qui ramènent le sang des viscères abdominaux vers le foie se réunissent en trois troncs qui pénètrent séparément dans cet organe;

2° La plupart de ces veines se réunissent en deux troncs;

3° Toutes ces veines se réunissent en deux troncs;

4° La plus grande partie de ces veines forme un tronc unique;

5° Toutes se réunissent en un seul tronc simple.

Ce dernier cas est celui des Poissons cartilagineux, dont Rathke n'étudiait qu'un seul type : la Lamproie. Il ajoute, immédiatement après avoir donné cette classification, qu'il a vu, quoique rarement, de légères variations individuelles. En effet, ces variations existent, et il est bon de se mettre en garde contre le doute qu'elles peuvent suggérer lorsqu'une dissection unique tombe sur un type quelque peu écarté de la normale.

Rathke ajoute encore : « Il a été prouvé, par les expériences des temps anciens et modernes, que les veines du canal intestinal ne reçoivent pas seulement les résidus usés provenant du procédé végétatif de la nutrition, mais qu'elles président aussi à la réception du chyle. Il est probable que la même chose a lieu aussi dans les Poissons, quoique rien de certain ne soit encore connu à cet égard; cependant plusieurs phénomènes parlent clairement en faveur de cette opinion, car plus le canal intestinal est court, dans les Poissons, plus nous le voyons richement pourvu de réseaux veineux ». Il signale également la proportionnalité entre la richesse de la vascularisation des diverses parties d'un même intestin, suivant l'importance fonctionnelle de celles-ci.

Rathke espérait qu'une étude approfondie des variations anatomiques de la veine porte pourrait arriver à fournir des données satisfaisantes sur la fonction du foie chez les divers animaux. Ses recherches, pour ne pas avoir atteint ce résultat, que l'avenir réservait à une science nouvelle, n'en sont pas moins, encore actuellement, fort instructives.

En 1835, Duvernoy fit une étude du système sanguin abdominal de quelques Poissons. Son travail ne porte que sur certains Squales. Dans une espèce indéterminée (1) et dans le genre *Zygæna*, il trouva, au lieu de la valvule spirale ordinaire, une ample valvule, de forme semi-lunaire, roulée sur elle-même (2), et dont le bord libre renferme le tronc principal de la veine porte intestinale. « Ce tronc, en se portant d'avant en arrière, et en recevant les veines de l'intestin, augmente peu à peu de diamètre par l'accroissement successif de son calibre et de l'épaisseur de ses parois, qui sont très musculeuses. » Il parut à Duvernoy devoir faire l'effet d'une sorte de cœur pour le système de la veine porte hépatique, « donnant au sang qui le traverse une direction et une impulsion déterminées, analogues à celles que le sang reçoit d'un cœur pulmonaire ou aortique. Ici, ajoute Duvernoy, c'est un cœur hépatique ».

L'emplacement particulier de cette veine fit penser à cet auteur que la valvule remplissait vis-à-vis d'elle les fonctions d'un mésentère, en recouvrant ses principales racines et une partie du tronc principal. On avait déjà signalé chez les Lamproies (Voy. ci-dessus) la présence d'un vaisseau sanguin saillant à l'intérieur de l'intestin, et logé dans un repli de la muqueuse, disposition qui peut être considérée comme une ébauche de ce que Duvernoy avait ainsi rencontré chez certains Squales, et Rathke [3] avait exprimé le rapport de cet arrangement avec l'absence de mésentère. Duvernoy pensa donc pouvoir se faire de l'emploi du mésentère en

(1) *Thalassorhinus vulpecula* Val., d'après Duméril.

(2) Cl. Perrault avait décrit cette disposition près de deux siècles avant Duvernoy (Voy. p. 58).

général, une idée moins restreinte que celle que l'on s'en faisait. Pour lui, cet élément aurait pu être remplacé par une membrane muqueuse, placée à l'intérieur du canal intestinal, et être réduit à l'un de ses usages : celui de contenir et de diriger les vaisseaux sanguins de ce canal. On se demande comment Duvernoy a pu imaginer une telle explication. Les Squales sont pourvus d'un mésentère suffisant pour contenir nombre de vaisseaux, et quant à la valvule spirale, sa structure et sa disposition en font avant tout un organe d'absorption. Son effet est d'augmenter considérablement la surface de la muqueuse digestive dont elle n'est qu'un repli. La présence dans cette valvule de vaisseaux abondamment ramifiés s'explique très naturellement par l'intensité de l'absorption dont elle est le siège. Un tronc veineux important y devient donc nécessaire, et la veine intra-intestinale (1) ne fait que répondre à cette nécessité. Son existence est donc une conséquence de la présence et des fonctions de la valvule, contrairement à l'opinion de Duvernoy, qui ne voyait dans cette dernière qu'un organe de soutien. Loin d'être aberrante, la veine intra-intestinale est au contraire absolument constante.

Dans la même année 1835, Eschricht et Joh. Müller étudièrent le système porte du Thon. Puis, dans un supplément, Joh. Müller compléta cette étude par celle d'autres types. Il signale chez le Squalé Renard un grand *rete* stomacal « en forme de houppes, constitué par une multitude de vaisseaux disposés en étoiles qui se rencontrent de tous côtés. Le sang qu'ils contiennent se concentre à une petite distance du foie, dans la veine porte, qui, immédiatement au-dessous du point où elle pénètre dans le foie, reçoit encore le sang d'un petit réseau admirable situé à l'extrémité inférieure de l'œsophage, et à l'orifice de l'estomac. Un autre réseau, aussi volumineux que le premier, occupe les parois de l'in-

(1) J'emploie dès à présent cette expression, créée par T.-J. Parker [5]. Ce sont du reste surtout les expressions usitées par cet auteur qui me servent dans ce travail.

testin valvulaire et y produit une sorte de renflement. Les vaisseaux qui en sortent constituent la veine mésentérique » (Duméril).

En 1837, Adolphus Barth décrit, chez les Poissons, les *reta mirabilia* qui engendrent la veine porte.

En 1839, Joh. Müller [2], dans son Anatomie de la Myxine, revient sur ses découvertes précédentes, les compare entre elles, et les complète. Il s'étend notamment sur les *reta* qu'il a observés chez différents Sélaciens et Téléostéens, et les divise en plusieurs groupes. Il range dans le quatrième de ces groupes la disposition qu'il a étudiée avec Eschricht chez le Thon et le Squalé Renard : elle est du type *rete mirabile bipolare geminum*.

Dans les célèbres *Leçons d'Anatomie comparée* de Cuvier, rédigées par Duvernoy (1839), on trouve peu de renseignements originaux sur le sujet qui nous occupe. D'après ces leçons, dans le *Carcharias vulpes* Cuv. (1), la branche artérielle gastrique et la branche artérielle intestinale qui se détachent du tronc cœliaque se divisent immédiatement en ramuscules extrêmement fins, très nombreux, ayant entre eux quelques anastomoses. Le réseau de l'estomac, dit Cuvier, a l'air d'un chevelu qui naît de l'extrémité de la branche gastrique, à l'endroit où elle touche le bord droit et antérieur de l'estomac, de telle sorte que cette branche se résout de suite en chevelu, sans se prolonger le long de l'organe. Au contraire, le réseau vasculaire qui produit la branche intestinale n'en sort, en prenant une direction transversale et en cerclant l'intestin de ses nombreux ramuscules, qu'à mesure que cette branche longe l'intestin.

Ces particularités sont intéressantes, et quant à la disposition cerclée des artères intestinales, elle est générale chez les Sélaciens pourvus d'une véritable valvule *spirale* (2), où

(1) C'est le Squalé Renard, ou *Alopias vulpes* L., déjà étudié par plusieurs anatomistes.

(2) Je rappelle que deux sortes principales de valvules existent chez les

elle trace assez régulièrement, à l'extérieur de l'intestin, la ligne d'insertion de la valvule.

En 1845, Ch. Robin [4] commence l'étude, qu'il devait pousser si loin, du système circulatoire des Poissons cartilagineux. Il ne s'occupe pas du système porte, si ce n'est à propos de l'appareil lymphatique; je parlerai donc de ses travaux en faisant l'historique relatif à ce dernier appareil.

En 1849, F. Schmid donne de nouveaux détails sur le mode de groupement des racines de la veine porte.

Puis, en 1858, paraît le troisième volume des *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparées*, de Henri Milne-Edwards, qui résumant fidèlement l'état de la Science à cette époque. Dans ce troisième volume se trouvent décrites en détail toutes les particularités alors connues de l'appareil circulatoire des Poissons. Il renferme en outre des indications bibliographiques fort complètes.

C'est encore en 1858 que Hyrtl [4] publie sa monographie du système artériel des Raies, dans laquelle le mode d'origine et les premières ramifications des rameaux artériels relatifs à l'intestin sont exactement décrits. Remarquons, dès à présent, que la vascularisation intestinale artérielle des Sélaciens, dont Hyrtl n'étudiait qu'un seul sous-ordre : celui des Raies, est établie d'après un plan moins uniforme que la vascularisation intestinale veineuse.

En 1865, paraît, dans les *Suites à Buffon*, l'Histoire naturelle des Poissons d'Aug. Duméril. L'anatomie des Sélaciens s'y trouve largement traitée. Duméril condense les données acquises par les recherches de ses prédécesseurs, et y ajoute le fruit de ses travaux personnels. Il trouve notamment, chez *Lamna cornubica* L., une disposition rappelant celle que Joh. Müller et Eschricht avaient signalée chez le Thon et le Squalé Renard. Duméril décrit chez le Lamma « de singuliers amas de vaisseaux, auxquels il convient de donner,

Sélaciens : la valvule *spirale* véritable, qui est la plus générale, et la valvule en *volute*, que l'on trouve notamment dans les genres *Carcharias* et *Zygæna*.

comme à d'autres agglomérations analogues, le nom de *réseaux admirables*, car ils résultent de l'enchevêtrement d'un nombre considérable de divisions artérielles et veineuses que l'on distingue à l'œil nu sans qu'il soit nécessaire de les injecter ». Ces réseaux sont au nombre de deux, placés à la partie supérieure de la cavité abdominale, de chaque côté de la ligne médiane, et très rapprochés l'un de l'autre, de sorte que par leur face interne ils se touchent presque. Ils s'attachent en avant à la cloison diaphragmatique, en arrière aux lobes du foie et aux oviductes, et par la région supérieure à l'œsophage; ils sont libres et recouverts par le péritoine aux faces inférieures et latérales. Leur longueur est le sixième ou le septième de celle du lobe droit du foie, et leur forme est comparable à celle de coussins quadrangulaires aplatis d'avant en arrière. Les vaisseaux artériels et veineux qui les composent sont entremêlés, sans qu'il y ait communication entre les artères et les veines. Duméril fait remarquer que la totalité du sang allant au tube digestif et à ses annexes, par les artères intestinales, traverse ces réseaux avant de se rendre à ces organes, et que, inversement, presque tous les vaisseaux efférents du foie forment la portion veineuse de ces réseaux avant de verser leur contenu dans le sinus de Cuvier. Il décrit, du reste, tous ces vaisseaux en détail.

Ce qu'il importe ici de retenir, c'est que les veines des réseaux « sont complètement indépendantes de celles du système de la veine porte, particularité qui établit une différence avec ce que Joh. Müller et Eschricht ont vu chez le Thon ». Les veines sus-hépatiques, en sortant du foie, contribuent à la formation des réseaux, puis elles les quittent pour traverser la cloison diaphragmatique et apporter leur contenu dans le sinus de Cuvier, où se rend directement, par deux veines, une partie du sang hépatique qui ne passe pas par les réseaux. Je discuterai cette disposition en parlant; au cours de ce travail, des sinus hépatiques.

L'ouvrage de Duméril, sans renfermer un très grand nom-

bre d'observations personnelles, en ce qui concerne notre sujet, n'en a pas moins le mérite de fixer les connaissances relatives à la grosse anatomie de la vascularisation sanguine intestinale. A ce point de vue, peu de faits importants sont à ajouter aux descriptions de Duméril.

En 1869, Jourdain [2], déjà connu par ses travaux sur la circulation des Reptiles, publie une étude sur les systèmes veineux et lymphatique de la Raie bouclée.

Puis, dans ces dernières années, de nombreux travaux apportent un fort contingent de documents qui perfectionnent les notions précédemment acquises. Mais cependant, sur ce sujet comme sur la plupart de ceux qui sont relatifs à l'anatomie des Vertébrés, les travaux de la première moitié du XIX^e siècle ont presque complètement épuisé le champ des recherches, et, dès lors, l'anatomie microscopique et l'embryologie, négligées jusque-là, entrent en jeu pour compléter la connaissance des faits déjà acquis, les relier entre eux, et permettre d'en saisir la signification exacte. Néanmoins les travaux de quelques auteurs récents sont encore à signaler.

En 1873, Turner [1] décrit les viscères de *Læmargus borealis*. Il signale la disposition cerclée des branches « de l'artère et de la veine intestinales » qui tracent extérieurement, sur les parois de l'intestin, les tours décrits par la valvule spirale, disposition déjà rencontrée par Cuvier chez *Carcharias vulpes* C. (1).

En 1880, T.-J. Parker [4] publie un travail sur le système veineux de la Raie (2). Il décrit en peu de lignes le système porte-hépatique, et en donne un plan succinct, mais exact et très général.

En 1886, le même auteur publie une remarquable monographie du système circulatoire de *Mustelus antarcticus* [5].

(1) Dans un autre ordre d'idées, Turner fait remarquer la coexistence, chez *Læmargus borealis*, de deux grands cæcums pyloriques avec un pancréas bien développé. La présence de cæcums pyloriques chez les Sélaciens est une véritable rareté.

(2) Le type qu'il étudie surtout est *Raja nasuta*.

Cette monographie constitue l'œuvre la plus considérable de toutes celles qui ont paru sur le sujet qui nous occupe. On y trouve une description détaillée de tous les vaisseaux de *M. antarcticus*, et notamment de ceux du tube digestif. Je ne puis que renvoyer à cette monographie, véritable modèle du genre, les naturalistes qui désireraient entreprendre l'étude de tout ou partie de l'appareil circulatoire des Sélaciens.

Enfin, en 1885, Phisalix, dans ses recherches sur la rate des Ichthyopsidés, donne des détails sur la vascularisation de cet organe, vascularisation intimement liée à celle du tube digestif. Il remarque notamment que la rate est interposée dans un système vasculaire artériel à circuit fermé (1).

B. — Vascularisation dite chylique (2).

C'est à Th. Bartholin (1652) [1] qu'est incontestablement due la première mention de vaisseaux lymphatiques chez les Poissons. Cette mention passa inaperçue jusqu'au moment où Hewson et Monro, croyant chacun avoir découvert ces lymphatiques, se disputèrent la priorité de cette découverte. H. Milne-Edwards, le premier, signale Bartholin comme l'ayant faite avant tout autre. Duméril confirme cette assertion dans son *Histoire naturelle des Poissons* (3).

(1) Sur la figure 7 du présent mémoire, relative à l'*Acanthias vulgaris*, les aboutissants de ce circuit seraient d'une part, l'artère splénique, et d'autre part une petite artère pancréatique, issue du tronc cœliaque, qui descend le long du pancréas, gagne la rate et s'anastomose avec un rameau de l'artère splénique. Je n'ai pas représenté cette disposition, d'ailleurs seulement relative à la rate, pour ne pas compliquer la figure.

(2) Je m'attache surtout, ici, à l'étude des lymphatiques intestinaux, c'est-à-dire des *chyliques*, mais leur histoire se confond, au début, avec celle des lymphatiques généraux.

(3) Th. Bartholin, *Vasa lymph. nuper Hafniæ in animantibus inventa et hepatis exsequiæ*, dissertation réimprimée dans le vol. in-12 où Bartholin renferma, en 1670, tous ses écrits sur le système lymphatique. On y lit à la page 88 : *In orbe pisce idipsum visus sum mihi olim videre (lacteas venas)*, d'après Duméril, p. 171.

Bartholin parle de veines lactées. A cette époque, cette expression était synonyme de lymphatiques ou de chylifères. Nous savons maintenant qu'il n'en est plus ainsi, tout au moins chez les Poissons cartilagineux, dont certaines veines peuvent charrier tantôt du sang, tantôt du chyle, tantôt un mélange des deux. C'est ce fait qui a été le point de départ des discussions relatives à la nature des vaisseaux cutanés ou sous-cutanés des Sélaciens, dont la nature sanguine fut définitivement établie par Robin (Voy. plus loin).

Après Bartholin, qui ne fit que signaler l'existence de lymphatiques, il faut arriver jusqu'à Hewson (1769) [1] pour avoir sur ce sujet des indications qui s'efforcent d'être précises. Hewson s'est occupé des Sélaciens ; il décrit avec soin les chylifères, ou ce qu'il regarde comme tels, chez la Raie, le Turbot, et divers Gades, après les avoir inutilement cherchés dans le mésentère d'autres espèces. Il se servait, pour mettre en évidence et différencier les vaisseaux intestinaux, d'injections au mercure pour les lymphatiques, et d'injections à la cire (*wax*) verte ou jaune pour les veines, rouge pour les artères. Hewson présenta des pièces ainsi préparées à la Société royale de Londres, mais il ne les figure malheureusement pas dans son ouvrage, de telle sorte qu'il est impossible de se rendre un compte exact de ce qu'il attribuait respectivement aux systèmes sanguin et lymphatique. Quoi qu'il en soit, il est à retenir que Hewson a maintes fois cherché des chylifères, chez différents Poissons, sans en trouver. Notons également que lorsqu'il en trouve, c'est grâce à des injections mercurielles, procédé dont je me réserve de faire la critique au chapitre de la technique.

A l'exemple de plusieurs auteurs (1), Hewson attribue aux lymphatiques seuls la propriété d'absorber, tandis que d'autres (2), conservant plus ou moins la vieille théorie de

(1) John et William Hunter, Sograffi, Awimann...

(2) Harvey, Riolan, Plempius, Primorosa, Boerhaave, Albin, Haller, Meckel père, Lieberkühn...

Gallien, attribuaient, exclusivement ou non, cette propriété aux veines.

Monro, en 1770, publia un travail sur les lymphatiques des animaux ovipares. Il y affirme avoir connu ces lymphatiques avant les expériences de Hewson. Cet auteur fit d'étranges confusions entre le système lymphatique et des systèmes fort différents. Ayant injecté les canaux muqueux sous-cutanés, qu'il croyait lymphatiques, et vu la masse à injection, sortir par les pores cutanés, et ayant d'autre part fait pénétrer à l'intérieur de l'intestin des injections faites par de pseudo-chylifères, il crut pouvoir en conclure que le système lymphatique était pourvu d'orifices béants, ceux de l'intestin devant favoriser l'absorption. Monro admet que les lymphatiques des Poissons sont musculeux, et que le mouvement de la lymphe s'effectue par suite de leur contractilité. Il remarque encore que chez les *Plagiostomes* les vaisseaux chylifères sont généralement plus larges, par rapport aux veines, que chez les Poissons osseux.

De longues discussions s'engagèrent entre Hewson et Monro, surtout au sujet de la priorité de leurs découvertes. Hewson ne se prononce pas catégoriquement sur la terminaison des lymphatiques par des orifices béants. Ils admettent tous deux l'absence de glandes lymphatiques chez les Poissons. On sait en effet maintenant que des ganglions lymphatiques, rappelant ceux des Vertébrés supérieurs, n'existent pas chez eux, mais que le tissu lymphoïde y est au contraire assez abondant. A ces deux auteurs, on peut faire une même objection : pourquoi décrivent-ils certains vaisseaux comme lymphatiques, plutôt que comme sanguins ? Le critérium de l'apparence extérieure, qui peut être invoqué pour les lymphatiques valvulaires et noduleux des Vertébrés élevés en organisation, ne peut pas l'être chez les Poissons. En réalité, nous voyons s'affirmer ici une tendance qui ira en s'accroissant : celle de retrouver, chez des êtres relativement inférieurs, des appareils que les anatomistes habitués à l'étude de l'Homme et des autres Mammifères sont accoutumés

à voir chez ces derniers. Les erreurs qui devaient infailliblement résulter de ce procédé téléologique se sont peu à peu ancrées dans la science; c'est ainsi que jusqu'à Robin on a décrit chez les Sélaciens un appareil lymphatique superficiel, qui en réalité dépend du système sanguin. Nous verrons, au cours de ce travail, ce qu'il y a à penser de l'appareil lymphatique profond, ou chylifère, sur l'existence duquel les récents travaux de P. Mayer ont commencé à jeter le doute.

Rathke, en 1826, dans sa Monographie de *Petromyzon fluviatilis* [3], et Retzius (même date) dans son étude sur la Myxine [2], ne se préoccupent pas, et avec raison, de trouver chez ces Cyclostomes un système lymphatique.

En 1827, Fohmann publia un travail considérable sur les lymphatiques des Poissons [2]. Il fait l'historique complet de ce sujet, et expose d'intéressantes recherches personnelles sur *Torpedo marmorata* et divers Téléostéens. Il constata, toujours par des injections de mercure, la riche vascularisation de l'intestin valvulaire de la Torpille, sans en comprendre la signification exacte. Il décrit des renflements ampulliformes de la valvule, assurément dus aux accidents de préparation inséparables de l'emploi du mercure, car la valvule spirale, que je décrirai plus loin, ne possède pas de vaisseaux ampulliformes. Cette apparence d'ampoules, rappelant l'aspect des lymphatiques des Mammifères, avait contribué à faire croire à Fohmann qu'il s'agissait ici d'un système identique. Il admet qu'il y a, chez les Poissons, communication entre les vaisseaux sanguins et lymphatiques, puisque le mercure passe de ceux-ci dans les veines sans qu'il y ait extravasation; question qui était restée pendante, quoique depuis la fin du XVIII^e siècle l'idée généralement admise était que cette communication n'existait pas. Celle-ci avait été remarquée (d'une manière générale, et non spécialement chez les Poissons) par Waleus, Wepfer, Abraham Kaauv, Hebenstrait, Mertrud,

Meckel père..., tandis que Haller, Mascagni et Sommering la niaient.

Fohmann soutint qu'elle était constante, mais, en ce qui concerne les Mammifères, dans les glandes lymphatiques seulement (travail de 1821) [1]. Chez les Oiseaux, où les ganglions sont plus rares que chez les Mammifères, diverses branches lymphatiques s'ouvriraient dans les veines sacrées et rénales, et la même chose aurait lieu chez les Reptiles et les Poissons. Lippi admettait au contraire l'anastomose hors des ganglions. Fohmann est, je crois, le seul auteur qui ait songé à faire ouvrir les vaisseaux lymphatiques des Poissons dans leurs veines rénales.

Il admet encore une absorption par les veines, en s'appuyant sur les expériences de Flandrin, Hallé, Magendie, Mayer, Tiedeman, Gmelin, Laurence et Coats, Seiler et Ficinus, qui, injectant des substances diverses dans une anse d'intestin isolée et ne tenant au corps que par les veines, retrouvaient ces substances dans la veine porte et rarement dans le canal thoracique (Mammifères). Il pense que les lymphatiques se terminent en cul-de-sac, et que l'absorption s'y fait par imbibition, ce mode devant exister aussi pour les veines.

Fohmann constate enfin la non existence de valvules dans les vaisseaux qu'il décrit comme lymphatiques chez les Poissons, sauf à leur débouché dans les veines ; enfin il donne de nombreux détails sur leur topographie.

Le travail de Fohmann est accompagné de remarquables figures faites avec le plus grand soin ; chaque planche y est reproduite en double : l'une donnant l'aspect exact de la préparation ; l'autre, faite au trait, schématisant la première et en facilitant la compréhension. L'appareil lymphatique y est représenté comme étant d'une extrême richesse, et les gros troncs y sont pourvus de cette apparence noduleuse qui se retrouve sur les troncs lymphatiques valvulaires des Vertébrés supérieurs ; Fohmann a cependant constaté l'absence de valvules chez les Poissons. Il n'a pas trouvé de fibres

musculaires dans ces lymphatiques, et les considère pourtant comme contractiles.

Siebold et Stannius [1 et 2] ne parlent pas des chylifères des Poissons.

Meckel, en 1837, décrit avec détails, surtout d'après les travaux précédents, le système chylifère des Poissons. Il condense ces travaux, et résume les connaissances de son époque. D'après lui, les chylifères formeraient, à leur origine, un double réseau fort compliqué, en partie interne, en partie externe. L'interne est situé entre les tuniques musculaire et villeuse, et s'étend jusqu'à la face interne de cette dernière ; *c'est à lui que se rapporte la vascularisation lymphatique de la valvule spirale*. Il est facile de voir que Meckel veut ici parler des lacunes du tissu caverneux plus ou moins développé dans l'intestin valvulaire, c'est-à-dire de cette sous-muqueuse qu'Edinger nomme, chez l'Ammocète, *kavernöse Schleimhaut*, et sur laquelle nous aurons à revenir, tant chez les Cyclostomes que chez les Sélaciens.

Le réseau externe de Meckel se trouve entre le péritoine et la tunique musculaire de l'œsophage ; ses rameaux sont beaucoup plus volumineux que ceux qui serpentent dans le mésentère, sauf chez la Raie « qui se rapproche à tant d'égards des animaux supérieurs » et où, en revanche, les rameaux mésentériques sont volumineux. Les chylifères accompagneraient de chaque côté les vaisseaux sanguins en s'anastomosant abondamment ; ils se réuniraient ordinairement dans des troncs qui s'ouvrent dans un réservoir du chyle, comparé par Fohmann à la *citerne de Pecquet*, et dont la disposition varie chez les Poissons. Ce réservoir est placé près de la partie antérieure de l'estomac et donne naissance à un *canal thoracique* qui, simple à son origine, ne tarde pas à se bifurquer en deux troncs qui débouchent dans les veines caves (cardinales ou azygos). Indépendamment du « réservoir ordinaire », des dilatations particulières se remarqueraient chez quelques Poissons ; c'est ainsi qu'il existe chez la Raie des vaisseaux volumineux, flexueux, anastomosés en

réseaux. Toujours d'après Meckel, chez les Raies et les Requins, le réservoir du chyle, au lieu de former une dilatation distincte, est représenté par des vaisseaux longitudinaux élargis.

On le voit, le souci de retrouver chez les Poissons des dispositions analogues à celles des Mammifères se manifeste ici d'une manière frappante, jusque dans le choix des expressions qui servent à désigner des parties qui n'ont pourtant aucun rapport réel, même de position, avec la citerne de Pecquet et le canal thoracique.

Duméril, dans son Ichthyologie générale (1865), reproduit les travaux précédemment cités.

En 1867, Robin [6 et 7], revenant sur ses précédents travaux, commence à jeter quelque clarté sur la question, jusqu'alors si obscure et si pleine de confusions, des lymphatiques des Poissons. Il pose tout d'abord en principe, contrairement à ce qu'il admettait dans ses descriptions antérieures, « que la division des lymphatiques des Poissons en *superficiels* et en *profonds* ou *viscéraux*, doit être abandonnée, le premier de ces ordres de vaisseaux n'existant pas dans cette classe de Vertébrés ». Les vaisseaux décrits par de nombreux auteurs, et par Robin lui-même, comme des lymphatiques superficiels, sont en réalité des *veines*.

Voici donc un point établi : jusqu'à cette époque, on admettait que certains vaisseaux superficiels étaient lymphatiques, et les descriptions s'ajoutaient aux descriptions sans que l'idée vînt de rechercher plus sérieusement pourquoi ces vaisseaux étaient réputés lymphatiques. Il est du reste bon de remarquer que cette distinction est plus difficile à établir chez les Poissons que chez les Vertébrés supérieurs. En effet, chez ceux-là, les vaisseaux sont vides la plupart du temps, tout au moins chez les sujets morts depuis quelques instants, et les vivisections elles-mêmes ne permettent pas toujours de prélever facilement un peu du contenu de ces vaisseaux. Le critérium de ce contenu n'est donc pas facilement invoquable ; ce n'est du reste que dans ces temps der-

niers que l'on a fait des observations précises sur ce sujet. Néanmoins, en tournant ses recherches de ce côté, Robin put arriver à trouver du sang dans des vaisseaux jusqu'alors réputés lymphatiques.

Robin décrit spécialement la Torpille, en la comparant, lorsqu'il y a lieu, avec les autres Plagiosomes. Il y reconnaît une abondante vascularisation lymphatique viscérale. Les lymphatiques de tous les organes qui en sont pourvus (1) se jetteraient dans deux réservoirs prismatiques triangulaires, correspondant à chacune des deux veines caves. Les réservoirs s'abouchent dans la dilatation que les veines caves présentent chez tous les Plagiosomes, avant leur arrivée dans les sinus de Monro, le point précis de cet abouchement *variant non seulement avec les espèces, mais encore avec les individus*, au point de ne pouvoir être fixé. Ces deux réservoirs « lymphatiques » sont situés dans l'épaisseur d'un repli mésentérique plus ou moins étroit d'une espèce à l'autre, occupant l'angle que forme l'estomac avec la veine cave. Quant aux conduits collecteurs des réseaux lymphatiques, ils accompagneraient les vaisseaux sanguins des organes, l'aorte et les veines caves, et dans ces conduits satellites viendraient se jeter tous les réseaux de tous les organes; ils se réduisent à deux ordres : ceux de l'appareil digestif, ceux de l'aorte et des veines caves. Robin les décrit en détail.

En 1879, Sappey publia un ouvrage fort considérable sur

(1) Ce sont : « 1° Le tube digestif depuis la fin de l'œsophage jusqu'à l'anus; 2° le pancréas et son conduit, *mais la rate en est dépourvue*; 3° les conduits hépatiques, la vésicule du fiel et le canal cholédoque; 4° les oviductes, les canaux déférents et le cloaque, mais l'ovaire et le testicule en manquent; 5° le péritoine qui passe au-devant du rein en est pourvu, et ils cessent sur les côtés externes de cet organe, mais la substance propre de celui-ci en est réellement dépourvue; 6° le cœur, la portion intrapéricardique de l'artère branchiale, le péricarde, possèdent des lymphatiques qui viennent se joindre à ceux de la fin de l'œsophage par des troncs qui se trouvent à la face interne du conduit péricardo-péritonéal. La surface des sinus veineux sus-hépatiques, celle de la veine cave et de ses dilatations ou sinus, celle des branches de la veine porte et des artères correspondantes, en sont pourvues également. » (Robin, *loc. cit.*, p. 1 [6]).

le système lymphatique des Poissons [2] (1). Il étudie en détail les Sélaciens, mais, comme le lui reproche justement P. Mayer [2], il décrit « la Raie » et « le Squal » sans préciser autrement les espèces. Sappey décrit soigneusement la technique, d'ailleurs assez primitive, qu'il emploie, et qu'il avait déjà partiellement décrite, en 1874, dans la première partie d'un travail dont l'ensemble parut en 1885 [3]. En ce qui concerne la topographie de l'appareil vasculaire intestinal, Sappey donne de bonnes descriptions, relatives tant au système veineux qu'au système lymphatique ; mais la confusion entre ces deux systèmes est poussée d'autant plus loin que l'auteur, rompu à l'anatomie humaine, paraît moins bien connaître celle des Poissons. La signification des veines qu'il rencontre lui échappe le plus souvent ; c'est ainsi qu'il décrit comme des nouveautés les « lacs sanguins sus-œsophagien et sous-œsophagien », qui sont en réalité : le premier, le sinus de Monro, et le second, le sinus sus-hépatique. La description qu'en donne Sappey est du reste excellente, et l'on ne peut mieux faire que de s'y référer en ce qui concerne la Morphologie.

D'après Sappey, « les trois viscères de la digestion : œsophage, intestin, estomac » sont très abondamment pourvus de lymphatiques ; leur tunique muqueuse est le point de départ d'un grand nombre de radicules absorbantes, lesquelles émanent, pour la plupart, des glandes qui en dépendent. Parvenues dans la couche celluleuse, elles communiquent, et forment des réseaux d'une incomparable richesse. Les conclusions de cet auteur sont qu'il existe trois ordres de lymphatiques : dans la peau, les muscles et les viscères, et qu'en outre les Plagiostomes sont pourvus de glandes lymphatiques.

Phisalix, en 1885, dans ses Recherches sur la rate des Ichthyopsidés, traite accessoirement des « lymphatiques »

(1) Les trois numéros bibliographiques relatifs à Sappey peuvent être consultés avantageusement ; mais en ce qui concerne les Poissons, le n° 2 est le plus intéressant.

intestinaux des Sélaciens. Cet auteur décrit avec soin un système lymphatique qu'il déclare « très difficile à mettre en évidence par les injections, surtout dans les genres *Scyllium*, *Acanthias*, *Carcharias*, *Mustelus* ; mais chez les Raies, ils (les lymphatiques) offrent un développement beaucoup plus considérable, et l'on peut assez facilement les remplir avec une masse au bleu de Prusse ». Phisalix décrit un réseau lymphatique superficiel, qui se distribue dans la capsule de la rate (1), et un réseau profond qui pénètre avec les vaisseaux dans l'intérieur de l'organe. Le premier forme de fins canaux, anastomosés en mailles ; le second est formé par les « lymphatiques » qui accompagnent les artères et les veines. « Quand on coupe en deux une rate dont les lymphatiques ont été injectés au bleu, on voit, sur les surfaces de section, tout autour des gros vaisseaux, la coupe des lymphatiques qui les accompagnent, sous forme de petits cercles bleus. On peut de même les suivre par la dissection, et reconnaître qu'ils affectent vis-à-vis des vaisseaux la même disposition qu'en dehors de l'organe (2). » De ces recherches on peut retenir ce fait que, contrairement à Robin, Phisalix reconnaît des lymphatiques spléniques. On trouvera exposées, dans la partie de l'historique relative à l'Histologie, les conclusions de cet auteur et du précédent en ce qui concerne l'anatomie microscopique.

Il convient maintenant de passer en revue l'histoire des recherches histologiques auxquelles a donné lieu la vascularisation intestinale des Cyclostomes et des Sélaciens. Dans ce nouveau chapitre, je réunirai ce qui a trait à la vascularisation sanguine, et ce qui a trait à la vascularisation dite lymphatique.

(1) Ceci est à opposer à ce que dit Robin (Voy. ci-dessus, p. 21), qui trouve la rate dépourvue de lymphatiques chez les Plagiostomes.

(2) Comparer cette description avec ce que je dis plus loin (p. 101) de ces fins vaisseaux satellites des gros troncs vasculaires, et avec la figure 21.

HISTOLOGIE

En 1852, Leydig publia sur les Squales et les Raies [2], puis en 1853, sur les Poissons et les Reptiles [3], des recherches qui n'ont pas été reprises depuis dans cette forme, et qui restent encore la base à laquelle il convient de se reporter lorsqu'on étudie l'Histologie des Vertébrés inférieurs.

En 1857, le même auteur publia un Traité d'Histologie comparée, bientôt traduit en français [5], dans lequel on trouve d'excellentes indications résumant celles des précédents ouvrages de Leydig.

Leydig constata l'existence d'une musculature lisse dans la muqueuse intestinale et dans la valvule spirale des Sélaciens. Il étudia la structure des gros vaisseaux de *Rajabatis*, *Spinax niger*, *Torpedo*, *Scymnus lichia*..., et établit que la couche fondamentale des artères, des veines et des capillaires était toujours constituée par de la substance conjonctive, la paroi vasculaire ne se composant même que de cette substance et de fibres élastiques dans bien des cas, surtout dans les *veines* et les *sinus veineux* des Poissons (1).

En ce qui concerne les lymphatiques, d'après sa propre expression, Leydig « expose des faits qui pourraient servir à aplanir les difficultés qui ont existé sur cette question ». Un phénomène remarquable et très général, dit-il, relativement au parcours des vaisseaux lymphatiques chez les Poissons et les Amphibies, consiste en ce que les vaisseaux sanguins sont entourés, comme par des gaines, par les vaisseaux lymphatiques. C'est ce que Bojanus avait reconnu pour la première fois sur l'aorte descendante de la Tortue, où le canal thoracique lui apparut comme une gaine placée autour du vaisseau sanguin. Étendant cette conception, Leydig n'hésite pas à décrire comme une gaine lymphatique

(1) « Les grands réservoirs sanguins que l'on rencontre par exemple dans l'abdomen des Sélaciens ne sont autre chose que de simples cavités du tissu conjonctif. » (Leydig [5].)

tique l'ensemble des glandes qui entourent certains vaisseaux chez les Poissons osseux, glandes dont la véritable nature fut ensuite reconnue par Legouis, et qui constituent, *non pas des lymphatiques*, mais un *pancréas diffus*. Je démontrerai plus loin que, chez les Sélaciens, *au moins dans certaines régions*, cette gaine assez étrange, dont sont entourés certains vaisseaux, est en réalité constituée par du tissu conjonctif, mélangé à des faisceaux musculaires d'un aspect tout particulier; dans cet ensemble se trouvent plongés de nombreux vasa vasorum dont j'ai pu, dans la plupart des cas, suivre le trajet et reconnaître l'origine purement veineuse (Voy. fig. 21 et 22).

A Leydig revient le mérite d'avoir découvert, en rapport avec les vaisseaux intestinaux des Sélaciens, des corps qui ont avec ces vaisseaux des relations étroites, et qui, revus ensuite par divers auteurs (Sappey, P. Mayer, Phisalix...), n'en sont pas moins restés énigmatiques. Leydig vit en effet des *glomérules vasculaires*, qu'il considérait comme résultant du pelotonnement d'un vaisseau sanguin, sur le parcours des vaisseaux de la rate et du tube digestif de *Raja batis*, *Trygon pastinacca*, et divers autres Poissons ou Amphibies. La figure qu'il donne de ces glomérules vasculaires permet une identification exacte avec ce qu'ont vu les auteurs suivants.

Avec Leydig commence une discussion sérieuse des descriptions précédemment faites. Les travaux de Fohmann, Panizza, et Rusconi, effectués surtout à l'aide d'injections de mercure, avaient été combattus par Mayer, qui, remplissant les vaisseaux avec du lait, était arrivé à cette conclusion que presque tous les canaux décrits par Panizza (et par les autres) comme des lymphatiques, n'étaient que des *cavités creusées dans le tissu conjonctif, des espaces situés entre des lamelles de membranes conjonctives et séreuses*. Leydig reprit cette étude; il voulut concilier les deux théories adverses, en admettant que Fohmann, Panizza, et Rusconi, avaient bien injecté des lymphatiques, mais que ces

lymphatiques n'avaient que la signification morphologique de cavités du tissu conjonctif. « Le véritable point resté litigieux entre Panizza et Rusconi, à savoir si par exemple le vaisseau sanguin est placé réellement dans le vaisseau lymphatique, ou bien s'il a avec lui les mêmes rapports que le cœur avec le péricarde, ce point, dit Leydig, trouve sa solution dans des considérations histologiques. En effet, la paroi des artères incluses n'est pas purement musculaire; elle renferme aussi du tissu conjonctif, par lequel la paroi du vaisseau lymphatique enveloppant se relie au vaisseau sanguin au moyen de lamelles et de trabécules. Aussi pourrait-on dire que la tunique adventicielle des artères est devenue le vaisseau lymphatique enveloppant. » Leydig ne s'est assurément pas trompé en décrivant cette gaine, autour de certains vaisseaux sanguins; il est facile de la retrouver. Mais pourquoi la croit-il lymphatique? Aucune raison n'en est donnée dans ses travaux, et c'est sur la foi de descriptions faites par Bojanus sur la Tortue qu'il établit cette assimilation à des lymphatiques.

Les travaux, précédemment signalés, de Sappey, se complètent par des recherches histologiques qu'il oppose, dans certains cas, à celles de Leydig. Il décrit sous le nom de « cœurs lymphatiques », et sans les reconnaître, les glomérules vasculaires découverts par ce dernier. Il les considère comme caractérisant le système lymphatique, et attribue à leur existence une généralité qui ne lui a pas été reconnue depuis; il les décrit en effet dans toutes les parties du tube digestif d'un grand nombre de Sélaciens, alors que les autres auteurs ont eu, et ont encore, beaucoup plus de difficulté à les retrouver. Il les décrit, en outre, dans les lymphatiques de la peau et des muscles. Ces cœurs lymphatiques auraient, d'après Sappey, un rôle d'occlusion totale ou partielle des vaisseaux, et agiraient ainsi comme propulsifs, d'où leur nom.

Le même auteur fait une vive critique de l'opinion, émise par Leydig, d'après laquelle des vaisseaux san-

guins pourraient être renfermés dans des lymphatiques.

Il considère les Sélaciens comme ayant un système lymphatique incomparablement plus développé que les Téléostéens, et trouve dès lors tout naturel qu'il apparaisse chez eux des organes nouveaux, tels que les cœurs lymphatiques.

Cattaneo [1 et 2], qui a longuement étudié le tube digestif des Poissons, a retrouvé les « glomérules » ou « corpuscules » lymphatiques sans les homologuer, et les nomme « corpuscules fibrillaires », en raison de leur structure ; il ne vit pas leurs rapports avec les vaisseaux, et leur attribua le rôle d'organes de soutien de la paroi stomacale.

Phisalix, dans ses Recherches sur la rate des Ichthyosidés, parle assez longuement de la vascularisation fine de cet organe. Il a retrouvé ces mêmes formations auxquelles il donne le nom de « boutons lymphatiques » ; il les considère comme formées de fibres conjonctives enroulées en 8, entourant les vaisseaux lymphatiques et communiquant avec la cavité de ceux-ci. Il les suppose pouvoir être le lieu d'origine des lymphatiques.

Enfin, en 1888, P. Mayer [2] publia un remarquable travail dans lequel la question est nettement posée de savoir si, de toutes les recherches précédentes, on peut conclure à l'existence d'un véritable système lymphatique, et en particulier de véritables vaisseaux chylifères, chez les Sélaciens. P. Mayer déclare ne pas trouver de caractères permettant d'affirmer l'existence de ces derniers vaisseaux. Il démontre notamment que les « glomérules », « corpuscules » ou « cœurs lymphatiques » ne sont pas exclusifs à des lymphatiques, mais peuvent se rencontrer sur les veines, sur les artères, et même être communs à plusieurs vaisseaux, une seule de ces formations entourant d'un cercle unique plusieurs vaisseaux contigus. Ils ne sauraient donc être considérés comme caractéristiques de vaisseaux chylifères. Après avoir longuement discuté leur rôle, il se rallie, au moins partiellement, quant à ce rôle, à l'opinion de Sappey, et leur donne le nom de *sphincters*, qui doit prévaloir.

P. Mayer rappelle l'opinion, émise par Robin [6], que les profondeurs auxquelles vivent les Sélaciens pourraient avoir une influence sur la manière d'être de leur appareil circulatoire. D'après ses recherches, cette condition, ainsi que les autres, paraît être sans action sur la présence ou l'absence des sphincters, qui, abondants chez certaines espèces, manquent ou sont peu nombreux chez d'autres espèces ayant un mode de vie identique. Il combat, par le fait même, l'opinion de Sappey qui tendait à faire admettre la généralité de l'existence des sphincters chez tous les Sélaciens. Il étudie encore l'apparition et la destruction de ces sphincters, et, malgré l'irrégularité et l'inconstance de leur présence, écarte l'idée de voir en eux des produits pathologiques. Au point de vue de leur apparition, P. Mayer en observa qui, d'un côté, se perdaient en un prolongement dans le tissu conjonctif environnant (estomac de *Raja punctata*). D'autres naissaient aux dépens de la musculature stomacale. Dans les artères du tractus de *Raja clavata* (1), il est hors de doute, dit P. Mayer, que le sphincter est situé en dehors de la musculaire proprement dite, et est une formation supplémentaire. « Si les sphincters sont des épaissements supplémentaires de la paroi du vaisseau, par addition d'une musculature lisse au tissu enveloppant, on comprend le cas où deux vaisseaux conservent un même sphincter. Ce qu'on ne comprend pas, dit P. Mayer [2], c'est la façon dont l'enroulement se produit autour du vaisseau, et pourquoi il est si localisé. »

Au point de vue de leur structure, cet auteur a vu dans les parois de l'estomac, à côté des sphincters clairs, homogènes, d'autres sphincters foncés et granuleux, et se présentant comme s'ils étaient en histolyse. Il serait possible par suite, dit-il, qu'il y ait une destruction des anciens sphincters, et une continuelle néoformation; ainsi s'expliqueraient les nombreux cas dans lesquels des régions entières sont

(1) C'est l'espèce la plus favorable à l'étude de ces sphincters.

dépourvues de sphincters, alors que d'autres en présentent en abondance.

Je mentionnerai encore, et ce sera la fin de cet historique, le récent travail d'Oppel, dans lequel les notions bibliographiques relatives à l'anatomie microscopique du sujet qui nous intéresse, sont condensées de la façon la plus avantageuse, de manière à permettre de prendre rapidement un aperçu de tout ou partie de ce sujet.

ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

Où le système sanguin intestinal finit-il chez les Sélaciens, et où commence un système chylifère? Ce dernier système existe-t-il vraiment? Telles sont les questions qui ressortent de l'exposé précédent.

En ce qui concerne les vaisseaux autrefois regardés sans conteste comme lymphatiques superficiels, après en avoir repris l'étude Robin n'hésita pas à les faire rentrer dans le système veineux, où ils occupent du reste une place à part. Y a-t-il lieu de faire la même chose pour les lymphatiques profonds, et en particulier pour les *chylifères*, si complaisamment décrits par une foule d'auteurs qui, à bien prendre, se répètent les uns les autres, et considèrent d'emblée comme lymphatique ce que leurs prédécesseurs ont à tort ou à raison considéré comme tel. Si l'on examine par exemple les planches du mémoire de Robin sur les lymphatiques des Torpilles, on voit que certains gros vaisseaux de l'intestin, incontestablement veineux, sont représentés comme lymphatiques. Cette confusion ne fait que s'accroître pour les petits vaisseaux.

Enfin les profondeurs très différentes auxquelles vivent les Sélaciens interviennent-elles pour modifier cette vascularisation, ou tout au moins pour l'influencer, comme certains auteurs se le sont demandé? et quelle peut être la signification des variations si considérables que l'on observe

dans leur appareil sus-hépatique, dont l'étude se rattache intimement à celle du système porte et de la vascularisation intestinale ?

Tels sont les points principaux sur lesquels les débats sont actuellement ouverts, et que j'espère contribuer à éclaircir en reprenant leur étude. Cette étude commencera par les Cyclostomes, chez lesquels on trouve des dispositions fort simples, qui aident à comprendre les dispositions plus compliquées que présentent les Sélaciens.

TECHNIQUE

Dans ce chapitre, j'exposerai les *procédés* qui m'ont servi au cours de ce travail. Cet exposé sera divisé en deux parties : l'une relative à l'Anatomie, l'autre à l'Histologie.

I. — ANATOMIE

Dans la majorité des cas, mes recherches ont été faites sur des sujets frais. Je me suis assez souvent trouvé dans la nécessité de conserver ces sujets avant d'en entreprendre l'étude. Dans ces derniers cas, je conservais d'une part les sujets ou les organes destinés à l'étude anatomique, et d'autre part, à l'aide de procédés différents, les organes ou fragments d'organes destinés à l'histologie. Ces derniers procédés consistaient en *fixations* que je décrirai dans le second chapitre de la technique.

J'ai largement employé le mode de conservation le plus classique, celui de l'*alcool*. Ainsi que se plaisait à le rappeler feu G. Pouchet, on a pu dire que sans ce liquide l'Anatomie comparée n'existerait pas. En effet, ses propriétés conservatrices sont des plus précieuses, mais il faut l'employer judicieusement. Pour conserver des pièces destinées à des recherches d'anatomie macroscopique, j'ai eu le plus grand soin de ne le faire agir que progressivement, à des concen-

trations de plus en plus fortes, et, lorsque je l'ai pu, j'ai chassé au préalable le sang des organes par une injection d'eau dans les artères. Sans cette dernière précaution, on obtient une injection naturelle des vaisseaux, utile dans certains cas, mais nuisible lorsqu'on veut ensuite procéder à une injection artificielle, par suite de la formation, sous l'influence de l'alcool, de caillots qui obstruent ces vaisseaux. C'est à ce procédé de conservation par l'alcool que je donne, en principe, la préférence ; je répète qu'il demande quelques précautions lorsqu'on veut en tirer tous les avantages qu'il est susceptible de donner. L'alcool à 50° peut servir à la conservation définitive des organes, lorsque ceux-ci ont déjà passé dans des alcools plus faibles. Enfin il est préférable de se servir d'alcool éthylique, même dénaturé, car l'alcool méthylique jouit de propriétés durcissantes trop énergiques.

La *formaldéhyde*, fort employée depuis quelques années, ne saurait, au point de vue spécial de la conservation pour des recherches anatomiques, être placée au même niveau que l'alcool (1). En revanche, elle lui est supérieure, à divers points de vue, pour la conservation en collection des sujets déjà préparés. Généralement on l'emploie à des titres beaucoup trop forts. Celui de 3 p. 100 paraît être toujours suffisant, et, dans le cas d'organes minces, facilement pénétrables, le titre de 1 p. 100 m'a donné de bons résultats. De même que pour l'alcool, il vaut mieux employer des solutions faibles, et les renouveler, que de faire agir immédiatement une solution forte. Ces deux liquides, employés à trop haute dose, durcissent les objets au point de les rendre cassants et presque inutilisables, et ce dernier inconvénient est encore plus accentué avec la formaldéhyde qu'avec l'alcool éthylique.

Un autre procédé de conservation, aussi excellent que peu employé, est celui de la saumure. Comme les précé-

(1) Peut-être, cependant, dans certains cas spéciaux (étude du cerveau...), doit-elle être préférée, soit pure, soit à l'état de mélange.

dents, il demande quelques précautions. D'abord il convient de se servir de solutions salines saturées, plutôt que de plonger les organes dans du sel non dissous; ce dernier procédé est suffisant pour la conservation purement extérieure d'organes volumineux, charnus, mais pour des organes délicats, comme l'intestin, une solution est presque indispensable.

Avec ces trois procédés de conservation, mais surtout avec le premier et le dernier, j'ai obtenu des pièces faciles à étudier, même longtemps après leur prélèvement. Dans tous les cas, qu'il se soit agi de pièces fraîches ou de pièces conservées, j'ai presque toujours eu recours à des injections colorées pour suivre les trajets vasculaires. Les formules de masses à injection sont des plus variées. Celles que j'ai employées de préférence sont les masses *au suif* ou *à la gélatine*; injectables à chaud, elles sont difficiles à employer en dehors d'un laboratoire bien organisé, mais leur emploi est en général préférable; elles permettent notamment l'étude immédiate des pièces injectées, tandis que certaines autres masses doivent subir une coagulation plus ou moins lente.

Trois sortes de suifs se trouvent en général dans le commerce : le suif de créton, préparé à l'aide de procédés physiques, le suif de place et le suif raffiné, obtenus par l'action d'agents chimiques. Leur point de fusion va en croissant du premier au dernier; ce point est de la plus haute importance dans la confection des masses à injection, car certains suifs ne sont fusibles qu'à une température relativement élevée, nuisible à l'intégrité des organes, et ne doivent pas être employés; ces derniers suifs donnent en outre des masses cassantes, se prêtant moins bien à la dissection que des masses malléables.

Je me suis généralement servi de suif de place, simplement additionné d'une matière colorante (vermillon *naturel* ou bleu d'*outremer*) finement broyée et bien incorporée à la masse. Il est bon de filtrer celle-ci, ou tout au moins de la décantier; cette dernière opération fait perdre une certaine

quantité de vermillon, qui se réunit au fond du vase. La masse au suif peut être rendue très fluide par l'addition d'axonge ou surtout d'essence de térébenthine ; elle peut au contraire être rendue plus dure, et moins fusible, par addition de cire. Dans ce dernier cas, il est bon d'ajouter une très petite quantité de térébenthine de Venise (en pâte), qui joue le rôle de liant. Une injection préalable d'essence de térébenthine dans les vaisseaux donne plus de finesse et de pénétration à l'injection, mais elle communique à celle-ci une fluidité que l'on peut vouloir éviter pour la conservation ou l'étude ultérieure de la préparation.

Les injections à la gélatine sont préférables en ce sens qu'elles permettent la mise en *coupes*, et par suite l'étude microscopique, des organes injectés. Les masses à la gélatine se préparent en faisant ramollir celle-ci dans l'eau froide, puis en la dissolvant à chaud dans une quantité d'eau plus ou moins grande, selon que l'on veut obtenir une injection plus ou moins pénétrante. Leur coloration est moins facile que celle du suif, pour lequel toutes les couleurs, broyées à l'huile ou non, peuvent être employées (1). Une seule bonne coloration est *facile* avec la gélatine, c'est celle du bleu de Prusse. La coloration au carmin exige des manipulations pour le détail desquelles je renvoie aux traités spéciaux (Bolles Lee, Robin...), et qui donnent rarement de très bons résultats, par suite de l'extrême facilité avec laquelle le carmin diffuse en dehors du vaisseau. Avant l'emploi de la formaldéhyde, la conservation des pièces injectées à la gélatine était assez difficile ; l'alcool déshydratait celle-ci et modifiait l'aspect de la préparation. Au contraire, en se servant, pour la conservation définitive, de formaldéhyde à 3 p. 100, ou à un titre voisin, la gélatine est rendue insoluble et conserve à la fois son volume et sa transparence.

Pour employer ces masses injectables à chaud, il convient

(1) Jusqu'ici, les anilines n'ont pu servir : elles se dissolvent dans la liqueur de conservation.

de réchauffer les objets à injecter, par immersion dans l'eau chaude. Cette immersion doit être assez prolongée, et l'eau maintenue à une température telle que l'on puisse y plonger la main sans que la sensation de chaleur soit désagréable, c'est-à-dire un peu au-dessous de la température du corps humain.

Quant aux masses injectables à froid, elles sont nombreuses, mais moins parfaites que les précédentes, et je m'en suis rarement servi. Le procédé au bichromate de plomb (1) n'est utilisable que pour une étude rapide d'organes non destinés à être conservés. Les masses au vernis, ou à la gomme, ne se coagulent que lentement ; ce fait les rend peu utilisables. L'injection de plâtre coloré, et très délayé, m'a donné de bons résultats : Parker s'en est également servi dans ses recherches sur *Mustelus antarcticus*.

Presque toutes les recherches sur l'appareil lymphatique, dont j'ai eu à parler dans l'Histoire, ont été effectuées à l'aide d'injections de mercure. Je fais à celles-ci le reproche capital de créer des vaisseaux même dans les tissus les moins vasculaires et les plus compacts. Ce fait est très compréhensible. Les injections de mercure se pratiquent soit avec une seringue, soit, d'après le procédé Sappey, au moyen d'un vase rempli de mercure, placé à un niveau supérieur à celui du sujet à injecter, et dont le contenu se déverse par l'intermédiaire d'un tube de caoutchouc et d'une canule perforante. Cette canule perforante est introduite au hasard dans les tissus, on admet que le mercure pénètre alors soit directement dans un lymphatique, soit dans des espaces du tissu conjonctif, et de là dans le système lymphatique. En réalité, soit que l'on emploie ce procédé, soit que l'on injecte du mercure, au moyen d'une seringue, dans un trajet reconnu lymphatique, le poids de la masse injectée détermine le plus souvent des

(1) On se sert d'un bichromate précipité immédiatement au moment de l'emploi, en mélangeant des solutions concentrées d'acétate de plomb et de bichromate de potasse.

ruptures, par lesquelles le mercure s'échappe en formant des réseaux qui ne sont rien moins que naturels. J'ai eu l'occasion d'étudier, les unes après les autres, presque toutes les pièces de la collection Sappey, aujourd'hui déposées dans les Galeries d'Anatomie comparée du Muséum; ces pièces, d'ailleurs fort remarquables, et dans lesquelles la sagacité de Sappey a dû reconnaître ce qui est vraiment lymphatique de ce qui est dû à des accidents de préparation, présentent fort souvent de ces diffusions par suite de rupture des parois vasculaires. D'ailleurs, même dans le cas où la canule perforante ne rencontre pas de vaisseaux, le poids du mercure est suffisant pour déterminer des dissociations partielles, surtout dans le tissu cellulaire, et y créer des plexus contre la richesse desquels il convient de se mettre en garde.

La pratique délaissée, et presque inconnue aujourd'hui, de l'*hydrotomie*, due à Lacauchie [2], est, au contraire, de nature à aider dans l'étude de la vascularisation. Cette pratique consiste dans un lavage très prolongé des tissus, par injection d'eau dans les vaisseaux. Les organes hydrotomisés deviennent transparents, et l'on peut y suivre facilement les trajets des vaisseaux, des nerfs... L'hydrotomie peut rendre à l'anatomie macroscopique des services comparables à ceux que les réactifs éclaircissants rendent à la microscopie.

J'ai exposé (p. 90) le procédé dit d'injection naturelle, qui repose sur la coagulation du sang *in situ*. Presque tous les agents fixateurs étant coagulants, donnent d'eux-mêmes ces injections. Mais on emploie spécialement pour cela la liqueur de Müller, ou mieux l'alcool nitrique. Le perchlore de fer (formule de Robin) m'a donné de mauvais résultats.

II. — HISTOLOGIE

Fixations. — Le sublimé, en solution aqueuse saturée à froid, additionnée si possible de 1 p. 100 d'acide acétique

au moment de l'emploi, et agissant pendant environ six heures, m'a donné d'excellents résultats, la liqueur de Zenker également. Pour des recherches qui relèvent plutôt de l'Anatomie microscopique que de l'Histologie proprement dite, ces deux fixateurs sont suffisants. Ils nécessitent des lavages ultérieurs à l'alcool iodé, qui compliquent un peu leur emploi. L'alcool à 90°-95°, et la formaldéhyde à 5-10 p. 100 (1), m'ont donné des résultats à peu près égaux en *valeur définitive*, bien que ces liquides agissent différemment sur les tissus.

Ce n'est qu'à titre exceptionnel que je me suis servi de fixateurs plus complexes, comme le liquide de Flemming.

Pour l'étude des endothéliums, je me suis servi avantageusement du liquide de Renaut :

Acide osmique, 1 p. 100.....	1 vol.	} 4 vol.
Acide picrique (sol. aqueuse saturée).	4 vol.	
Nitrate d'argent à 1 p. 100	1 vol.	

C'est en injections interstitielles, et intravasculaires, que j'ai employé ce liquide; les pièces étaient ensuite traitées par l'alcool à 90-95°.

Les injections de solutions argentiques : nitrate à 1-2,5 p. 100, ou à la gélatine nitratée, m'ont également servi. Dans ce dernier cas, la masse à injection était ainsi composée :

Solution de nitrate d'argent à 1 p. 100.....	100 grammes.
Gélatine (préalablement ramollie dans l'eau distillée)	10 —

Dans tous les cas, je procédais à un lavage préalable des vaisseaux par injection de sérum artificiel (solution dite physiologique ou sel marin à 7,5 p. 1000). Parfois, la pratique des imprégnations m'a servi moins à étudier la forme des endothéliums qu'à reconnaître la présence ou

(1) C'est-à-dire renfermant 5-10 p. 100 de la solution commerciale, laquelle renferme 40 p. 100 d'aldéhyde gazeuse. Cette solution est à recommander pour la fixation (dans le but de recherches d'anatomie microscopique et non d'histologie fine) des organes injectés à la gélatine.

l'absence de fins vaisseaux ou de lacunes vasculaires. Tel a été le cas pour les lacunes de la sous-muqueuse dans la valvule spirale et les parois intestinales. A cet effet, je procédais à une injection interstitielle de liquide de Renaut, sans lavage préalable de l'organe. Les impuretés fixées à la paroi des vaisseaux, et y réduisant le nitrate, pouvaient alors altérer la netteté des lignes intercellulaires, mais en revanche cette injection interstitielle pénétrait dans *toutes* les lacunes ou vaisseaux voisins du point injecté, mieux qu'une injection vasculaire à la gélatine; si, aux lacunes que je décris comme veineuses, s'en ajoutaient d'autres, de nature lymphatique, je les aurais certainement injectées de cette manière, et par comparaison avec des pièces semblables, mais injectées à la gélatine, je les aurais mises en évidence.

Coupes. — Désirant avoir plutôt une connaissance d'ensemble des tissus que de fins détails de leur structure, je me suis attaché, le plus souvent, à obtenir des coupes assez larges, pratiquées sur des fragments d'organes relativement volumineux; j'ai dû employer pour cela la méthode au collodion. En portant le fragment d'organe, préalablement déshydraté par la série des alcools, et imprégné d'éther, dans une capsule remplie de collodion *très liquide* et placée sur la platine chauffante, on obtient une pénétration presque aussi rapide qu'avec la paraffine. Cette excellente méthode m'a été enseignée, comme beaucoup d'autres, par M. Pettit. La préparation, montée dans du collodion *épais*, après avoir été ainsi chauffée pendant environ deux heures, est ensuite immergée dans :

Glycérine.....	1 partie.
Alcool à 75°.....	2 parties.

Une inclusion faite le matin, et plongée aussitôt dans ce liquide, peut être mise au microtome dans l'après-midi. En résumé, ce procédé est presque aussi expéditif que celui à la paraffine.

Colorations. — Trois réactifs m'ont servi parallèlement et ont été appliqués à toutes mes coupes, ce sont :

1° Le carmin aluné.

2° L'hématoxyline de Delafield, suivie d'un traitement à l'éosine.

3 La liqueur de Van Gieson, modifiée comme suit :

Acide picrique (sol. aqueuse saturée)	200 cent. cubes.
Saurefuschine (de Grüber) à 1 p. 100.....	2 —

L'emploi du carmin aluné est des plus simples, je n'ai donc pas à le décrire. Il m'a paru préférable d'employer les autres réactifs à l'état de dilutions agissant pendant un certain temps, plutôt qu'à l'état pur; c'est dans ce but que j'ai augmenté la dose normale de solution picrique de la liqueur de Van Gieson. On obtient ainsi, avec le matériel que j'ai eu à étudier, des colorations beaucoup mieux différenciées.

La comparaison de coupes colorées par chacun de ces trois réactifs est des plus instructives, et permet de comprendre des structures qu'un seul d'entre eux ne résoudrait pas.

En outre, le procédé à l'orcéine m'a permis de déceler des fibres élastiques que je n'aurais, le plus souvent, pas vues autrement. Le liquide dans lequel je plongeais les coupes était ainsi composé :

Eau.....	20 cent. cubes.
Orcéine de Grüber pour fibres élastiques...	0 ^{gr} ,50
Alcool à 95°.....	40 cent. cubes.
Acide azotique pur.....	XX gouttes.

Laisser agir pendant 24 heures et décolorer par l'alcool chlorhydrique.

C'est le baume du Canada qui m'a toujours servi comme milieu définitif.

CYCLOSTOMES

I. — ANATOMIE

Les Cyclostomes ont été l'objet d'un grand nombre de travaux, parmi lesquels je signalerai, comme se rapportant directement ou non à ce sujet, ceux de Rathke [3], Magendie et Desmoulins, Joh. Müller [2], Leydig [3], Brinton, Schulze, Langerhans, Edinger, Cattaneo [1 et 2], A. Claypole, Vogt et Yung.

J'ai pu étudier *Petromyzon marinus*. Son intestin est rectiligne, d'un diamètre décroissant de la bouche à l'anus, et dépourvu de tout mésentère. Dans sa partie terminale, il est relié à la paroi dorsale du corps par de courts vaisseaux artériels et veineux, assurant à eux seuls la vascularisation intestinale, dont la simplicité se trouve en rapport avec celle du tube digestif lui-même (fig. 1).

Chez les sujets que j'ai étudiés, ces brides vas-

culaires, constituant la seule liaison entre l'intestin et les parois de la cavité abdominale, étaient au nombre de quatre. La seconde seule était veineuse, les autres étaient artérielles. La dernière se trouvait à 0^m,045 de l'anus (chez

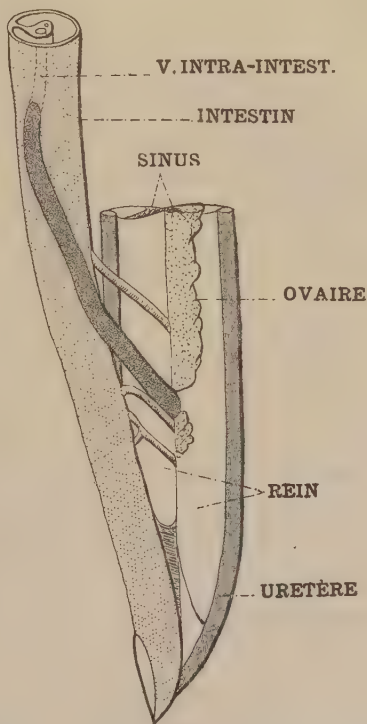


Fig. 1. — *Petromyzon marinus*. Partie terminale de l'intestin, avec les brides artérielles et veineuses qui la réunissent à la paroi abdominale. (La bride veineuse qui se réunit à la veine intra-intestinale est couverte d'un grisé foncé.)

un sujet de 0^m,80) et la première se trouvait environ à 0^m,03 plus haut. C'est là, du reste, la disposition décrite par Magendie et Desmoulins.

La réduction du tube digestif est contre-balancée physiologiquement par la disposition de sa muqueuse, qui est repliée longitudinalement en hautes saillies, plus développées dans sa partie antérieure, et dont l'ensemble obstrue la lumière du canal de telle sorte qu'une surface considérable soit offerte au contact des aliments et, par suite, à l'absorption.

On observe, de plus, une ébauche de valvule spirale, formation que l'on retrouve à son maximum de développement chez les Élasmobranches, et qui existe également chez les Dipneustes. Cette ébauche de valvule manque chez la Myxine (Joh. Müller); elle fut décrite pour la première fois par Rathke [3].

D'après Edinger, cette valvule est morphologiquement équivalente à l'un des nombreux replis dont est pourvue la muqueuse intestinale. Il importe cependant de remarquer que la valvule est elle-même couverte de replis, et que sa structure, ainsi que je le montrerai plus loin, n'est pas semblable à celle de l'un de ces replis. C'est en réalité une prolifération de la sous-muqueuse, avec différenciation particulière de ses éléments. Le maximum de développement de la valvule est réalisé près de l'extrémité antérieure de l'intestin, mais non pas à cette extrémité même; elle décroît progressivement jusqu'à l'anus.

La valvule, comme du reste les parois de l'intestin elles-mêmes, est traversée par une foule de vaisseaux ou de lacunes (1) qui, sur une coupe transversale ou longitudinale, reproduisent l'aspect d'une sorte de tissu caverneux (*kavernöse Schleimhaut* de Langerhans). Ce tissu, qui constitue une sous-muqueuse ou *mucosa mucosæ*, est particulière-

(1) Cette expression de *lacunes* n'a pas ici le sens que lui donnaient les anciens anatomistes. Elle désigne des vaisseaux irréguliers, mais tapissés d'endothélium.

rement bien développé dans la valvule, mais les vaisseaux s'y différencient d'une manière particulière (Pl., fig. I et II).

On voit, en effet, sur une coupe transversale de cette valvule, une artère à parois épaissies, et une large veine, que l'on ne retrouve pas ailleurs que dans la valvule. Cette veine avait été vue par Magendie et Desmoulins, qui avaient aussi reconnu sa formation aux dépens de la seconde des brides vasculaires qui, au niveau du rectum, réunissent l'intestin à la paroi abdominale. Langerhans remarqua la nature artérielle de l'un des vaisseaux intra-valvulaires, mais sur une coupe de l'intestin moyen d'*Ammocète*, où l'on trouve déjà l'ébauche des dispositions adultes, il indique la veine de la valvule, qui est cependant fort nette et beaucoup plus large que les autres vaisseaux de la *kavernöse Schleimhaut*, comme étant une branche de l'artère mésentérique. C'est ainsi qu'il désigne l'artère intra-valvulaire. Dans la partie de la coupe diamétralement opposée au repli, il figure un tronc veineux qu'il désigne comme étant la veine porte.

La description de Langerhans se rapporte à *Petromyzon Planeri*. Il décrit l'artère mésentérique comme émettant des rameaux dont les capillaires, dirigés vers la partie dorsale de l'intestin, s'y réunissent en un tronc porte courant dorsalement. Cette disposition est fort différente de celle que j'ai observée chez *Petromyzon marinus*.

En pratiquant une injection par la bride veineuse que Magendie et Desmoulins indiquent comme donnant naissance à la veine intra-intestinale (1), j'ai réussi à remplir la totalité du système veineux intestinal, mais je n'ai vu ni par la dissection, ni par des coupes, le tronc porte dorsal dont parle Langerhans. La veine intra-intestinale, en se ramifiant dans le foie, qu'elle rejoint dans la région même où le tube digestif s'accole à cette glande, sans devenir

(1) Je donne le nom de vaisseaux *intra-intestinaux* à la veine et à l'artère de la valvule. Cette expression, comme je l'ai dit plus haut, a été créée par Parker [5] pour les Sélaciens.

libre dans aucune partie de son trajet, constitue ici, à elle seule, une veine porte, disposée d'après un plan en quelque sorte schématique.

En outre du contenu des fins vaisseaux et des lacunes du tissu caverneux de la valvule, cette veine intra-intestinale reçoit, de distance en distance, des branches veineuses recueillant le sang des parois de l'intestin. Ces branches naissent généralement deux par deux, d'une manière symétrique par rapport au raphé qui indique extérieurement la trace d'insertion de la valvule ; de telle sorte que l'on voit, de place en place, naître à un même niveau de ce raphé deux branches se dirigeant symétriquement l'une à droite, l'autre à gauche, et recueillant le sang de nombreux capillaires.

Quant au mode d'origine de cette veine, et aux rapports qu'elle contracte avec le système circulatoire général, ils ne semblent pas jusqu'ici avoir été entièrement élucidés. Sans doute, son rôle dans la circulation porte-hépatique peut être considéré comme établi depuis longtemps. Rathke [2], sans du reste entrer dans aucun détail à propos de cette veine, considère le système porte de la Lamproie comme faisant partie du cinquième des types qu'il distingue, à ce point de vue, chez les Poissons. Il devait donc avoir compris le rôle de ce vaisseau.

D'après les apparences, on serait porté à croire, en voyant celui-ci saillir dans la partie postérieure de la cavité abdominale pour se rendre à l'intestin, qu'il est issu de l'une des veines cardinales. Il n'en est rien ; cette veine naît du sinus qui se trouve à la partie ventrale des reins et reçoit aussi le sang de la glande génitale. Ce fait est important à retenir, car il montre que chez la Lamproie, comme chez un grand nombre de Poissons et de Reptiles, une partie du sang qui a servi à la nutrition des organes génitaux, au lieu d'être immédiatement rendue à la circulation générale, en est détournée et dirigée sur le foie après avoir été mêlée au sang intestinal.

Dans la partie de l'intestin postérieure au point où cette anastomose veineuse la relie à la paroi dorsale du corps, on voit se prolonger l'artère et la veine intra-intestinale ; mais au lieu d'occuper ici le bord libre de la valvule, ces vaisseaux se trouvent au contraire le long de la ligne d'union de cette valvule et de la paroi intestinale, tout à fait à la périphérie de cette paroi. Ce fait paraît indiquer que la veine intra-intestinale ne naît pas, à proprement parler, aux dépens de la bride veineuse émanée du sinus réno-génital, mais qu'elle se borne à recevoir celle-ci à titre d'affluent, affluent d'ailleurs fort considérable.

Les particularités que je viens de décrire dans la vascularisation intestinale de la Lamproie, se retrouvent fondamentalement, mais avec une complication beaucoup plus grande, chez les Sélaciens, qui présentent une disposition manifestement dérivée de celle des Cyclostomes, et n'en diffèrent que par un perfectionnement beaucoup plus grand du plan que je viens de tracer chez ceux-ci.

D'après Vogt et Yung, les nombreuses lacunes que l'on remarque, en outre des véritables vaisseaux, dans presque tous les organes de la Lamproie (celles de la sous-muqueuse digestive sont dans ce cas) doivent être lymphatiques (1). Je ne puis les considérer comme telles. Celles qui nous occupent communiquent largement avec la veine intra-intestinale, soit directement, pour celles de la valvule, soit, pour celles des parois intestinales, par l'intermédiaire des branches veineuses circulaires dont j'ai parlé plus haut. Ces lacunes communiquent du reste les unes avec les autres. Elles sont incontestablement veineuses, et font partie d'un système veineux absorbant, particulier, que nous retrouvons chez tous les Élasmobranches, et dont les affinités paraissent se retrouver dans le système du typhlosolis que l'on rencontre chez les Lumbriciens.

Système sus-hépatique. — Le foie est simple, unilobu-

(1) D'après ces auteurs, la communication de ces lacunes avec le système veineux est indubitable, mais demande de nouvelles recherches.

laire. Les veines qui reprennent le sang amené au foie par le système porte, débouchent directement dans le sinus de Cuvier après s'être réunies en troncs principaux. Voici la disposition que ce système sus-hépatique affectait dans un exemplaire de *Petromyzon marinus* : le foie était rejeté dans la région droite de la cavité abdominale; la partie adjacente du tube digestif en occupait la région gauche et se trouvait partiellement entourée par la partie antérieure du foie. A 0^m,04 en arrière du diaphragme (sujet de 0^m,80) la section du foie offrait : 1° dans sa partie centrale, adjacente au tube digestif, la veine porte ; 2° à sa périphérie, six veines sus-hépatiques principales, dont les quatre inférieures convergeaient et se réunissaient en un petit sinus commun, situé à la partie droite et inférieure du foie, et apparent à l'extérieur par suite de l'amincissement du tissu hépatique à ce niveau. Ce petit sinus déversait son contenu dans la partie droite du sinus de Cuvier, par l'intermédiaire d'un canal rétréci traversant la cavité péricardique sur une longueur de 0^m,004. D'autre part, les deux veines sus-hépatiques restantes se réunissaient, du côté opposé, en un petit tronc commun qui m'a paru lui-même déboucher directement dans le sinus de Cuvier, par un orifice symétrique du précédent, et situé à 0^m,012 de celui-ci. Le premier de ces orifices, celui qui débouche dans la partie droite du sinus de Cuvier, est garni de replis valvulaires permettant au sang sus-hépatique de passer dans ce sinus, et empêchant son retour en sens inverse. Quant au second orifice, je n'en ai trouvé mention dans aucun des travaux relatifs à la Lamproie que j'ai consultés; j'attendrai, pour me prononcer définitivement à son sujet, que d'autres matériaux d'étude m'aient permis de le rechercher à nouveau.

Il n'y a donc ici rien de commun avec le vaste sinus veineux sus-hépatique qui existe chez la plupart des Sélaciens, mais au contraire une disposition assez semblable à celle que j'aurai l'occasion de décrire chez certains Spinacidés.

II. — HISTOLOGIE

L'intestin est fondamentalement formé : 1° de l'épithélium péritonéal externe; 2° d'une couche mince de fibres musculaires longitudinales; 3° d'une couche plus épaisse de fibres annulaires, spiroïdes, en dedans de laquelle se trouve : 4° un tissu caverneux ou sous-muqueux, limité lui-même à l'intérieur par la muqueuse proprement dite, tapissée d'un haut épithélium à cellules cylindriques, terminées (au moins dans certaines régions) par des cils vibratiles, et supportées par une basale (fig. 2). Entre ces cellules, dans la partie antérieure de l'intestin, Langerhans a décrit, chez *Petromyson fluviatilis*, des cellules granuleuses (*Körnerzellen*) semblables aux *Becherzellen* décrites par divers auteurs; il a encore signalé, entre la musculaire et la muqueuse, un plexus rappelant celui de Meissner.

Les replis longitudinaux, qui parcourent d'un bout à l'autre l'intestin, offrent sur une coupe transversale la disposition d'une villosité embryonnaire des Vertébrés supérieurs. Au niveau d'un de ces replis, on voit la muqueuse *seule* s'évaginer en doigt de gant, de telle sorte que la paroi d'une villosité présente extérieurement un épithélium identique à celui du reste de l'intestin, doublé par une basale et par une mince couche de fibres conjonctives qui sont le prolongement de celles de la sous-muqueuse. L'intérieur de ces replis se présente comme un sac bourré de leucocytes; une injection, pratiquée par la veine intra-intestinale, pénètre rapidement dans les lacunes de la sous-muqueuse, et de là dans l'intérieur des replis qui communiquent largement avec ces lacunes. Une coupe faite au hasard permet le plus souvent de se rendre un compte direct de cette communication. On peut ainsi obtenir, sur une coupe traitée par la liqueur de Van Gieson, après injection à la gélatine colorée par le bleu de Prusse, une figure sur laquelle on voit extérieurement l'épithélium vibra-

tile, coloré en jaune ou en rose (1), puis les fibres conjonctives rouges qui lui sont sous-jacentes, et, dans la cavité du repli, de nombreux leucocytes colorés en jaune, entre lesquels la gélatine issue des lacunes de la sous-muqueuse

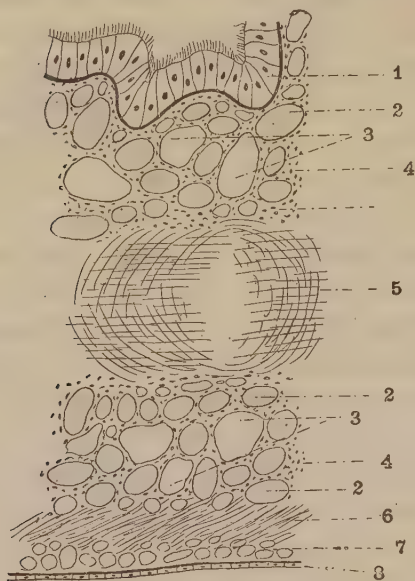


Fig. 2. — *Petromyzon marinus*. Coupe schématique dans la paroi de l'intestin. — 1, épithélium intestinal; 2-2, faisceaux musculaires de la sous-muqueuse; 3-3, lacunes de la sous-muqueuse; 4-4, tissu conjonctif de la sous-muqueuse; 5, artériole de la sous-muqueuse; 6, tunique musculaire transversale; 7, tunique musculaire longitudinale; 8, épithélium péritonéal.

forme des travées bleuâtres. En examinant une semblable coupe, on se rend compte de la facilité avec laquelle le contenu des replis, ou lames, de la muqueuse, peut être déversé dans les lacunes, et de là dans le système de la veine intra-intestinale, c'est-à-dire dans le système porte.

D'assez nombreuses artérioles parcourent les parois de l'intestin, et sont réparties tant dans les couches musculaires que dans le tissu caverneux. Sur la figure 2 on peut voir une grosse artériole s'enfoncer obliquement dans ce tissu.

Ces artérioles sont pourvues des deux couches musculaires : longitudinale et transversale, que l'on trouve dans les artères organiques, intra-viscérales, des Vertébrés supérieurs. Elles sont tapissées intérieurement d'un endothélium à hautes cellules, et extérieurement d'une *limitante externe*, généralement peu développée.

La valvule spirale, qui n'est chez la Lamproie qu'un simple

(1) D'après le temps pendant lequel on a laissé agir la liqueur.

repli valvulaire, a, d'après Edinger, la même valeur morphologique que les replis ordinaires de l'intestin. Or nous venons de voir que ceux-ci sont de simples évaginations de la muqueuse proprement dite, et ne renferment pas de tissu caverneux. Si nous considérons une coupe transversale de l'intestin passant par la valvule, nous voyons que ce tissu caverneux est, au contraire, largement intéressé à sa constitution. Il ne peut du reste en être autrement, car les travées qui séparent les lacunes de ce tissu servent ici de soutien à la veine et à l'artère qui parcourent d'un bout à l'autre le repli valvulaire. La surface de ce repli porte elle-même des lames, d'une structure identique à celles qui naissent sur les parois de l'intestin, et dont la cavité intérieure communique avec les lacunes de la sous-muqueuse. Il arrive très fréquemment, surtout dans les régions moyenne et terminale du tube digestif, que les replis qui courent ainsi sur la valvule se bifurquent ou même se trifurquent (Pl., fig. II). Dans ce cas, la cavité de chaque repli secondaire communique largement avec celle du repli principal, et leur contenu se déverse par la base, c'est-à-dire par la partie non ramifiée de ce repli, dans le système cavitaire sous-jacent.

Ce qui caractérise surtout la valvule, ce sont les vaisseaux qui s'y trouvent, c'est-à-dire l'artère et la veine intra-intestinales.

L'artère offre une structure intéressante (fig. 3). Intérieurement elle est

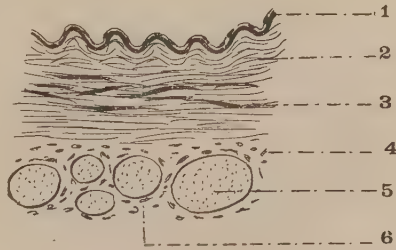


Fig. 3. — *Petromyzon marinus*. Coupe dans les parois de l'artère intra-intestinale. — 1, endothélium à cellules aplaties, avec sa basale sous laquelle se trouve la limitante interne; 2, tunique musculaire (sous l'endothélium elle est plissée); 3, grosses fibres élastiques; 4, limitante externe ou gaine conjonctive; 5, faisceaux musculaires du tissu ambiant; 6, tissu conjonctif.

tapissée d'un endothélium ordinaire, formé de cellules plus aplaties que celles dont est constitué l'endothélium des artérioles qui courent dans les parois de l'intestin. Cet endothé-

lium est doublé d'une limitante interne, ou lame élastique, très nette, présentant sur mes coupes l'aspect d'une membrane plissée, à la surface de laquelle les noyaux de l'endothélium, après coloration au carmin aluné, forment une couche granuleuse. Au-dessous de cette limitante interne vient une couche unique, épaisse, de fibres musculaires circulaires, dans laquelle on remarque de grosses fibres élastiques qu'un traitement à la liqueur de Van Gieson suffit à mettre en évidence. Du côté extérieur, les fibres musculaires atteignent une couche celluleuse évoquant l'idée de la gaine conjonctive périvasculaire, ou limitante externe, des Vertébrés supérieurs. Dans certaines régions, cette limitante externe est interrompue, et l'on voit alors la tunique musculaire de l'artère directement plongée dans les faisceaux de fibres musculaires, séparés eux-mêmes les uns des autres par du tissu conjonctif, qui forment les travées du tissu caverneux. Cette gaine ne m'a paru nulle part très

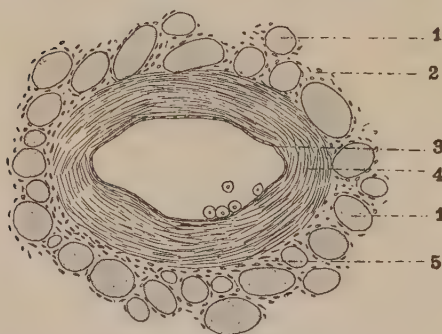


Fig. 4. — *Petromyzon marinus*. Coupe d'une artériole de la valvule. — 1, faisceau musculaire du tissu ambiant; 2, tissu conjonctif; 3, endothélium; 4, tunique musculaire; 5, gaine conjonctive, ou limitante externe.

développée; néanmoins son existence, surtout sur certaines coupes, était très nette, et elle envoyait des prolongements de fibres conjonctives dans les espaces interfasciculaires du tissu ambiant.

L'artère intra-intestinale et les artérioles des parois de l'intestin offrent ainsi des structures notablement différentes. Les artérioles qui serpentent dans le tissu de la valvule, et qui sont des branches de l'intra-intestinale, ont la même structure que cette dernière, mais je n'y ai pas vu les grosses fibres élastiques que l'on trouve disséminées dans la tunique musculaire de celle-ci.

Quant à la veine intra-intestinale, Leydig ne lui a pas trouvé de parois musculaires. Il ne m'a pas paru non plus y en avoir. Cette veine est perdue dans la masse des faisceaux musculaires, mêlés à du tissu conjonctif, qui constitue la trame de la sous-muqueuse, mais ce tissu conjonctif est plus condensé à son niveau, comme par suite d'un refoulement. Ses fibres s'agencent, s'orientent, de manière à entourer la veine d'une couche assez régulière qui double son endothélium. Cette structure est du reste identique à celle que présente l'une des lacunes de la sous-muqueuse, mais l'orientation, l'alignement, du tissu conjonctif, sont moins nets autour de ces lacunes, quoique s'y trouvant encore réalisés.

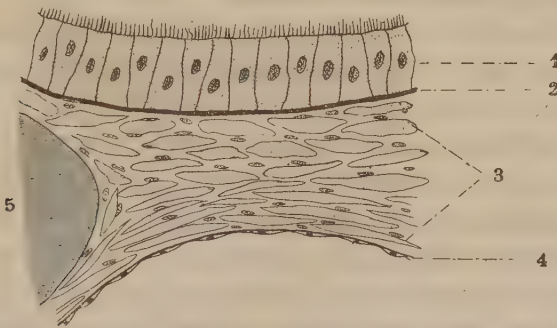


Fig. 5. — *Petromyzon marinus*. Schéma montrant l'orientation du tissu conjonctif autour des lacunes de la sous-muqueuse, et autour des veines. — 1, endothélium intestinal vibratile; 2, sa basale; 3, faisceaux conjonctifs; 4, endothélium veineux; 5, faisceau musculaire du tissu ambiant.

Celles-ci ne présentent pas non plus une section aussi régulièrement circulaire. Cette identité de structure est un argument de plus en faveur de la manière de voir d'après laquelle la valvule équivaut à une prolifération de la sous-muqueuse, prolifération respectant les autres éléments constitutifs du tube intestinal, et dans laquelle s'agencent des vaisseaux dont l'un : l'artère, revêt des caractères spéciaux, et dont l'autre : la veine, conserve la manière d'être d'une lacune, beaucoup plus régulière et beaucoup mieux endiguée que les autres.

Les travées qui séparent les unes des autres les lacunes

sanguines, tant dans les parois de l'intestin que dans la valvule, sont formées de faisceaux de fibres musculaires noyées dans du tissu conjonctif. A la périphérie de ces travées, c'est-à-dire autour des lacunes, des fibres conjonctives propres, et les prolongements des fibres interfasciculaires, s'orientent circulairement comme je viens de le dire.

Dans la partie tout à fait terminale de l'intestin, en arrière de la jonction de la bride veineuse par laquelle on peut injecter le système intra-intestinal, les coupes mettent en évidence d'intéressantes particularités.

Le repli valvulaire s'y montre dépourvu de vaisseaux distincts, et sa structure reste celle de la sous-muqueuse, mais avec quelques modifications.

Un prolongement des vaisseaux intra-intestinaux s'observe, ainsi que j'ai eu l'occasion de le dire en traitant de l'anatomie, le long de la ligne suivant laquelle la valvule s'insère sur la paroi intestinale, tout à fait à la périphérie de celle-ci. Ces vaisseaux étaient, sur mes coupes, disposés ainsi qu'il suit : deux veines, presque contiguës, dont l'une était beaucoup plus importante que l'autre, cheminaient dans l'épaisseur des parois intestinales, au niveau de l'insertion de la valvule. Entre ces veines se trouvait une artériole dont la structure était identique à celle des autres artérioles que l'on trouve dans les parois de l'intestin, structure que j'ai décrite plus haut, et qui diffère de celle de l'artère ou des artérioles valvulaires. Les veines présentaient la même structure que les autres vaisseaux intestinaux du même ordre, et étaient entourées de faisceaux conjonctifs orientés comme autour de ces derniers.

Dans cette région, une sorte de colonne formée de faisceaux conjonctifs et musculaires (les îlots de tissu conjonctif paraissant noyés dans le tissu musculaire) remonte dans la valvule, en suivant son axe, et en y remplissant manifestement un rôle de soutien. De part et d'autre de cet axe, et empiétant parfois sur lui, se trouvent des lacunes communiquant largement avec la cavité des replis qui courent le

long de la valvule, et qui ont ici une hauteur assez faible, tandis que dans la région antérieure du tube digestif, ils atteignent une hauteur beaucoup plus considérable.

Une coupe pratiquée dans la région où la bride veineuse s'accole à l'intestin affecte un tout autre aspect. L'artère, qui occupe toujours la même situation extravalvulaire, s'y présente avec un développement assez considérable; sa structure paraît être dès lors celle qu'elle présente sur tout son trajet intravalvulaire et que j'ai décrite plus haut. Elle est entourée d'une gaine conjonctive externe, dont certaines parties paraissent creusées de cavités dans lesquelles une injection à la gélatine pratiquée par la bride veineuse peut même pénétrer comme dans les lacunes de la sous-muqueuse. La présence de globules sanguins disséminés au milieu de la masse à injection paraît écarter, à propos de cette disposition, l'idée d'un accident de préparation.

L'une des deux veines qui s'observent en arrière de la région que je décris en ce moment, prend ici un développement considérable, et en même temps change de position. Elle se présente sur les coupes, comme un vaisseau à section elliptique, occupant la base de la valvule, et logé au milieu de la colonne de soutien que j'ai mentionnée plus haut; les faisceaux conjonctifs s'agencent autour d'elle d'après le mode ordinaire, et ainsi se trouve constituée la partie initiale de la veine intra-intestinale, qui, dès lors, s'enfonce de plus en plus dans la valvule, pour finir par en occuper la partie tout à fait marginale, en y déterminant un renflement assez considérable (Pl., fig. I et II).

Sur ces mêmes coupes, la bride veineuse occupe encore la région périphérique des parois de l'intestin, elle est logée dans la sous-muqueuse, mais n'est pas encore devenue intravalvulaire, tandis que la veine précédente est, au contraire, déjà logée dans la valvule. Cette bride veineuse n'est donc bien qu'un affluent de la veine intra-intestinale.

Les veines et les lacunes que je viens de décrire sont pourvues d'un endothélium sur lequel j'ai retrouvé des

caractères que j'avais primitivement rencontrés chez une Raie, et dont je suis porté à admettre la généralité chez les Sélaciens, les ayant aussi rencontrés chez divers Squales.

Cet endothélium, formé de cellules à contours irréguliers, mais dont l'aspect n'est pas néanmoins celui des cellules dites « en jeu de patience », qui caractérisent l'endothélium lymphatique des Vertébrés supérieurs, présente, de place en place, des figures qui rappellent d'une manière frappante les stomates ou stigmates décrits notamment par Julius Arnold dans les capillaires, ou encore les trous de l'épiploon du Lapin adulte ou du péricarde du Rat.

Chez la Lamproie, c'est par injection interstitielle du liquide de Renault (Voy. Technique) dans les parois de l'intestin et dans le repli valvulaire, que j'ai obtenu les préparations sur lesquelles j'ai vu ces figures. La rareté des matériaux d'étude ne m'a pas permis de reprendre et de vérifier ces faits chez les Cyclostomes; mais, chez les Sélaciens, qui m'ont présenté des figures identiques, j'ai employé concurremment : le liquide de Renault, la solution de nitrate d'argent à divers titres, et l'injection à la gélatine nitratée. La pratique des imprégnations est reconnue fort aléatoire; aussi les miennes n'ont-elles pas toujours réussi; mais, dans tous les cas où la réduction argentique a paru le mieux s'effectuer, j'ai retrouvé, plus ou moins nettement, les dispositions dont je parle.

Tantôt ces figures reproduisent exactement des trous, tels que Renault, par exemple, les figure à la page 254 du tome I de son *Traité d'histologie* [2]. Tantôt elles reproduisent l'aspect de trous obstrués par le passage de cellules migratrices qui auraient été fixées pendant leur diapédèse.

La question des stomates dans les vaisseaux a donné lieu à de nombreuses controverses, au sujet desquelles on peut avantageusement consulter le *Traité* de Renault. Dans bien des cas, des impuretés fixées aux parois vasculaires, et ayant provoqué une réduction des sels d'argent, identique à celle que produit le ciment intercellulaire, paraissent

sont avoir été décrites comme équivalant à des stomates. Cependant, « les petits cercles signalés par Thoma sur la paroi des lymphatiques et considérés par lui comme les portes d'entrée des globules blancs dans les voies de la lymphe » sont regardés par Renaut (p. 799) comme de vrais stomates temporaires. Le même auteur voit dans les stigmates de J. Arnold [1] le résultat d'imprégnations argentiques faites sans nettoyage préalable ; néanmoins, il admet qu'après une diapédèse abondante le nombre des trous qu'on peut observer dans les parois des capillaires est souvent assez considérable.

Encore une fois, le caractère aléatoire, et même parfois fallacieux, de la pratique des imprégnations, oblige à certaines réserves. Quoi qu'il en soit, dans toutes les observations relatives aux stomates des vaisseaux, je ne vois rien qui doive faire rejeter *a priori* l'idée que l'endothélium de la veine intra-intestinale et des lacunes de la sous-muqueuse soit pourvu lui-même de ces stomates que mes imprégnations paraissent y montrer. Ces stomates sont-ils permanents ou temporaires ? C'est là une question que je ne puis trancher. Dans tous les cas, on comprend facilement le rôle important qu'ils pourraient être appelés à jouer dans les phénomènes intimes de la nutrition, en facilitant le passage dans les veines intestinales des matériaux élaborés par les sucs digestifs. Que la résorption s'accomplisse phagocytiquement ou autrement, de semblables stomates ne sauraient que lui être favorables (1).

(1) Chez les Vertébrés supérieurs, les chylifères semblent être à peu près la seule voie d'absorption pour les graisses, tandis que l'eau, les sels solubles, les peptones, le glycose, passent plutôt dans les capillaires sanguins intestinaux. On voit qu'ici le système veineux intestinal paraît être organisé de manière à permettre aussi une résorption facile des globules de graisse.

Cette résorption des graisses est encore à l'heure actuelle l'une des questions obscures de la physiologie. La plupart des physiologistes admettent qu'elle se fait à l'état d'émulsion, mais ils ne sont pas d'accord sur son mécanisme. La présence des stomates éclairerait singulièrement cette question, en ce qui concerne les Cyclostomes et les Sélaciens.

CONCLUSIONS RELATIVES AUX CYCLOSTOMES.

Tous les vaisseaux que l'on remarque dans l'intestin de la Lamproie sont artériels ou veineux. Aucune ébauche d'appareil chylifère proprement dit n'apparaît ici. Les villosités, restées à un stade embryonnaire, sont réduites à l'état de lames creuses résultant de phénomènes d'évagination simple. Ce premier processus n'a pas été suivi ici de la haute différenciation histologique qui, chez les Vertébrés supérieurs, amène la formation dans les villosités d'un appareil absorbant compliqué, relevant de deux systèmes : sanguin et lymphatique (ou chylifère), distincts l'un de l'autre, et assurant une division du travail physiologique en rapport avec une différenciation morphologique qui n'apparaît pas encore chez les Cyclostomes.

On ne peut mieux faire que répéter, avec Magendie et Desmoulins, que l'isolement de l'intestin chez la Lamproie est une expérience faite par la nature pour démontrer la possibilité de l'absorption par les veines. Nous venons de voir le *comment* de ce fait.

Cette sorte de tissu caverneux formé par la sous-muqueuse, et que l'on voit apparaître chez les Cyclostomes, est un perfectionnement organique réalisé à l'aide de matériaux fort simples, dont l'effet est d'assurer largement la vascularisation veineuse, et par suite l'absorption. Cette disposition crée pour les Cyclostomes des conditions équivalentes à celles qui sont assurées, chez d'autres Vertébrés, par les réseaux chylifères abondants qui constituent chez eux un appareil de perfectionnement, en rapport avec le développement du système lymphatique.

SÉLACIENS

I. — ANATOMIE

A. — Description générale du tube digestif.

Les deux sous-ordres des Sélaciens : les Squales et les Raies, présentent une ressemblance absolue dans la constitution de leur tube digestif. La vascularisation intestinale y est également identique, au moins fondamentalement. Je rappellerai brièvement l'anatomie de ce tube digestif. Un *œsophage*, généralement très large, fait suite à la bouche. Il se continue avec l'estomac, parfois sans transition (c'est le cas le plus général), parfois, au contraire, comme chez le *Galeus canis*, après avoir formé un canal cylindrique relativement étroit, qui se dilate brusquement pour former l'estomac.

Celui-ci a, chez les Squales, la forme d'un sac allongé. Chez les Raies, par suite de la disposition générale du corps, la cavité abdominale est arrondie, et les viscères qui s'y trouvent, notamment l'estomac, tendent à perdre leur aspect fusiforme pour devenir globuleux. Exceptionnellement, ce viscère subit une différenciation de ses diverses parties (*Læmargus borealis*, *Selache maxima*...).

Sur l'estomac, se coude à angle aigu un *tube pylorique* rattaché par certains auteurs à l'estomac, par d'autres à l'intestin; en réalité, il correspond par sa structure et ses sécrétions à la région qui, chez les Téléostéens, porte les appendices pyloriques quand ils existent. Ce tube, plus ou moins long, remonte en avant, le long de l'estomac, puis il débouche au commencement de l'*intestin valvulaire* qui suit une direction parallèle à celle de l'estomac (mais en sens inverse), possède une longueur à peu près équivalente à celle de ce dernier viscère, est plus ou moins fusiforme, et aboutit au cloaque après s'être rétréci pour former le *rectum*.

La disposition du tube digestif et de ses annexes présente ici une grande constance, par opposition à ce qui se passe chez les Téléostéens, où l'on observe la plus grande diversité.

La masse principale de la rate se trouve en arrière de l'estomac, dans la région où s'en détache le tube pylorique. Elle se présente le plus souvent sous forme d'un V dont l'une des branches, très courte, remonte le long de l'estomac, du côté opposé au tube pylorique, tandis que du côté de celui-ci la branche du V est le plus souvent fort longue, et occupe la région comprise entre ce tube et l'intestin valvulaire; souvent très étroite dans sa partie moyenne, cette dernière branche se renfle fréquemment à son extrémité. Cette extrémité renflée peut du reste se séparer de la masse principale, par suite de la disparition de l'isthme étroit qui reliait ces deux parties; on a alors une véritable rate accessoire, fort différente des rates multilobulées que l'on décrit sous le nom impropre de rates accessoires chez divers Sélaciens (*Carcharias glaucus...*) (1).

Chez les Raies, la rate est le plus souvent globuleuse, plus ramassée par conséquent que chez les Squales, et occupe la région comprise entre l'estomac et le tube pylorique, du côté ventral.

(1) Il est d'observation courante que la rate des Sélaciens puisse se présenter sous les aspects les plus divers. Tantôt homogène et compacte comme chez *Scyllium* ou *Galeus canis*, tantôt elle se résout en une multitude de petits lobules, comme chez *Carcharias glaucus*. Entre ces types extrêmes, il existe des formes de passage; on en trouve notamment chez les Lamnides et chez diverses Raies. La plupart des auteurs, par exemple Duméril, emploient, pour tous les cas où la rate se trouve ainsi plus ou moins divisée, l'expression de rates *accessoires*, l'appliquant aussi bien dans le cas du *Carcharias* que dans celui du *Lamna*. Il serait peut-être préférable, pour faciliter les descriptions et éviter toute confusion, de réserver le nom de rates *multilobulées* à celles qui comprennent un grand nombre de lobes ou de lobules, isolés comme chez le *Carcharias*, ou confluent, comme chez les Lamnides, où le volume représenté par les rates dites accessoires peut être plus considérable que celui de la rate principale. Au contraire, l'expression de rates accessoires pourrait être réservée aux cas analogues à celui du Centrophore (fig. 13) et de plusieurs autres Spinacides, où il y a bien nettement, à côté d'une rate *principale*, une ou plusieurs rates *accessoires*. Les rates de nouvelle formation, décrites par Phisalix, ne pourraient être confondues avec celles-ci.

La rate, ainsi que le fait remarquer Phisalix, est insérée dans un circuit artériel fermé. Dans le cas des rates multilobulées, chaque lobule isolé possède une vascularisation spéciale et paraît fonctionner indépendamment des autres.

Le pancréas est ici du type compact, et ceci est encore à opposer à ce qui se passe chez les Téléostéens, où il revêt une forme plus ou moins diffuse, enveloppant les vaisseaux sanguins d'une sorte de gaine décrite par Leydig comme lymphatique, et dont la véritable nature a été reconnue par Legouis. Chez l'Esturgeon, le pancréas est également compact, tandis que chez la Lamproie il paraît se réduire à un amas glandulaire situé dans l'épaisseur des parois intestinales. Les Poissons cartilagineux présentent ainsi, à la fois, la forme la plus élémentaire et la forme la plus hautement différenciée du pancréas.

La place de ce viscère est constante chez les Sélaciens. Il se trouve dans l'angle formé par l'extrémité du tube pylorique et le commencement de l'intestin valvulaire; sa forme est généralement simple, mais elle peut devenir plus ou moins compliquée, par suite d'une sorte de moulage de cette glande sur les régions avoisinantes.

En rapport avec la partie terminale de l'intestin, c'est-à-dire avec le rectum, se trouve une formation spéciale : l'appendice digitiforme, encore nommé glande rectale, cloacale, ou superanale, dont le rôle est loin d'être établi, malgré de très nombreuses descriptions, et qui rentre probablement dans la catégorie des glandes vasculaires sanguines (1). Cette glande, généralement de couleur brunâtre sur des sujets frais, est allongée en forme de doigt, d'où son nom; elle est reliée au rectum par un pédoncule souvent long et étroit, parfois au contraire assez court. Elle occupe la place située entre la partie dorsale du rectum et la partie ven-

(1) Home [3] a cru voir une analogie entre cet appendice digitiforme et la *Bursa Fabricii* des Oiseaux, d'où le nom de *Bursa cloacæ* qui lui fut donné par Retzius [4].

trale des reins, auxquels elle se trouve reliée par un court mésentère dans lequel se trouvent des artérioles qui se ramifient dans le tissu de la glande. Le sang veineux de celle-ci est repris par la veine intestinale dorsale, dont je parlerai plus loin, et versé dans le système porte.

L'intestin valvulaire, dont la vascularisation est si intéressante, doit être décrit en détail. Sa première description est due à Cl. Perrault [4]. Les recherches d'un très grand nombre d'anatomistes ont fait connaître la grande diversité qu'il peut présenter quant à sa partie principale : la valvule spirale. Celle-ci se présente sous les formes les plus diverses, mais peut se ramener à deux types fondamentaux bien distincts : celui de la valvule *en volute* et celui de la valvule *en spirale*. Le premier type est celui-là même qui a été trouvé par Cl. Perrault [2] chez un Requin (*Carcharias glaucus*) dont il compare la valvule à un « cornet de petit métier ». On retrouve cette disposition chez *Galeocерdo Thalassorhinus*, *Zygæna* ; elle résulte de l'enroulement en cornet, suivant un axe qui est à peu près celui de l'intestin, d'un très large repli de la muqueuse, repli intéressant aussi la sous-muqueuse. Le second type a encore été découvert par Cl. Perrault [4] chez *Alopias vulpes* (1) ; on le retrouve, mais avec de nombreuses variantes, chez presque tous les Sélaciens.

C'est surtout à T. J. Parker que l'on doit des recherches précises et comparatives sur la valvule [4] ; il n'en a étudié que la morphologie externe. D'après ses travaux, cinq types de valvules se rencontrent chez les Sélaciens : la valvule en

(1) « La partie supérieure du grand intestin estoit longue environ de treize poudes, et elle avoit cela de particulier qu'au lieu que les intestins ont ordinairement plusieurs circonvolutions, celui-ci estoit entrecoupé transversalement de plusieurs séparations composées des membranes de l'intestin repliées en dedans. Ces séparations estoient à demi-pouce près l'une de l'autre, et tournées en vis comme la coquille d'un limaçon, ou d'un escalier sans noyau ; ce qui fait, ainsi qu'est aisé de juger, que la nourriture s'arreste, et est fort longtemps à passer, quoy-que l'intestin entier soit assez court. Cette structure de l'intestin se trouve aussi dans d'autres Poissons. »

volute d'une part, et d'autre part quatre types secondaires qui comprennent les diverses formes de la valvule *en spirale*. Il fait dériver les deux types fondamentaux (volute et spirale) du *typhlosolis*, formation que l'on rencontre chez les Lumbriciens, et dont la ressemblance avec la valvule lui aurait encore semblé plus frappante s'il avait étudié la structure intime de ces deux formations. Le vaisseau du typhlosolis rappelle en effet très nettement les vaisseaux intra-intestinaux que nous avons appris à connaître chez la Lamproie, et que nous retrouverons chez tous les Sélaciens. Je ne puis entrer ici, sans m'écarter de mon sujet, dans la discussion des rôles que l'on a voulu assigner à la valvule : mésentère interne (Duvernoy), incompatibilité avec les cæcums pyloriques, diminution du poids des organes abdominaux par suite du raccourcissement de l'intestin dû à cette valvule...

La partie initiale de l'intestin valvulaire, c'est-à-dire le duodénum, porte chez *Læmargus borealis* deux grands cæcums assimilés par Turner [4] aux cæcums pyloriques des Téléostéens. C'est là une exception. Généralement ce duodénum se renfle en une poche plus ou moins volumineuse, décrite par Ent, et nommée pour cette raison *Bursa Entiana*. Elle est généralement plus accentuée chez les Raies que chez les Squales.

La vascularisation intestinale artérielle est très simple. Parker [5] signale l'existence de très grandes variations dans le mode d'origine et de distribution des artères splanchniques chez les Élasmobranches ; mais, en réalité, ces variations peuvent se ramener à un plan presque toujours unique, et la seule différence importante réside dans le nombre et le lieu d'origine des troncs artériels issus de l'aorte pour se rendre à l'intestin. C'est le dédoublement de ces troncs principaux qui entraîne les différences que signale Parker.

La vascularisation intestinale veineuse présente deux territoires, ou plutôt deux systèmes différents : celui de la

veine porte-hépatique, de beaucoup le plus important, et celui qui, débouchant dans les sinus cardinaux ou de Monro, au niveau de l'œsophage, amène directement dans le torrent circulatoire une partie du sang qui a irrigué l'intestin, sans qu'il passe au préalable à travers le foie. Ce dernier système, qui peut contracter des rapports étroits avec la vascularisation des organes génitaux, est moins important que le premier et il est établi d'après un plan beaucoup moins constant. Sa nature prête à controverse, et les auteurs qui s'en sont occupés jusqu'ici le considèrent non comme veineux, mais comme lymphatique (chylifère); il a été le point de départ d'une foule de descriptions, anciennes ou récentes, du système dit chylifère des Sélaciens. C'est, en effet, à lui que se rapporte le réseau lymphatique *superficiel* que Meckel décrit conjointement avec un réseau *profond*, dans l'intestin des Sélaciens.

J'étudierai successivement les détails relatifs au système artériel intestinal, au système de la veine porte, et à ce dernier système pseudo-chylifère.

B. — Vascularisation artérielle.

Squales. — Soit un *Galeus canis*. La vascularisation intestinale artérielle est assurée par trois artères principales, qui se ramifient sur les différents viscères de la digestion, et émergent de l'aorte à peu près au même niveau, qui est celui de la partie moyenne ou postérieure des sinus de Monro. Elles passent entre les veines cardinales dilatées pour former ces sinus, puis, suivant une direction presque parallèle, d'avant en arrière, elles se ramifient sur les viscères. La première de ces artères (tronc cœliaque) naît un peu en avant des deux autres, qui se séparent de l'aorte à peu près au même point. Elle assure d'abord, pour une faible part, la vascularisation de la partie antérieure de l'estomac, mais son rôle principal est d'assurer celle de la valvule spirale, dans laquelle elle s'enfonce dès le premier tour de spire et

dont elle suit le bord libre (artère intra-intestinale), et celle de la partie ventrale antérieure de l'intestin valvulaire.

La seconde et la troisième des branches artérielles principales naissent, comme je l'ai dit, à peu près au même point. L'une d'elles se rend à l'estomac, qu'elle joint dans sa partie moyenne ; elle se prolonge pour envoyer des rameaux aux parties adjacentes : rate, tube pylorique, mais surtout à la rate. C'est l'artère splénique.

La troisième, enfin, se rend à l'intestin valvulaire, qu'elle joint dans la région moyenne ou antérieure, et dont elle suit le bord dorsal, concave ou aortique, jusque vers le point où s'insère la glande digitiforme ; la vascularisation de celle-ci est assurée, non pas par cette artère, mais par une ou plusieurs artérioles assez courtes, issues de l'aorte dans cette même région, et qui atteignent la glande après avoir traversé le court mésentère qui la réunit à la paroi dorsale de la cavité abdominale.

Cette troisième artère (intestinale-dorsale) assure non seulement l'irrigation des parois de l'intestin, mais encore, *pro parte*, celle de la valvule spirale. Son mode de ramification est très particulier (1) et affecte des dispositions que l'on ne retrouve pas sur les autres viscères. En effet, elle se ramifie en formant des artérioles annulaires, disposées dans des plans parallèles, perpendiculaires au grand axe de l'intestin valvulaire, et dont les artérioles s'anastomosent avec celles des branches symétriquement émises (au moins chez certaines espèces) par l'artère qui court le long de la région ventrale de l'intestin. L'existence de cette dernière artère est moins générale. Dans la majorité des cas, c'est-à-dire chez la plupart des Sélaciens pourvus d'une véritable valvule spirale, ces cercles vasculaires tracent la ligne d'insertion de cette valvule, régulièrement disposée, ainsi que l'avait remarqué Claude Perrault sur *Alopias vulpes*, comme un escalier en limaçon. Ils émettent des branches pour les

(1) Il se retrouve sur l'intestin valvulaire de la plupart des Sélaciens, sauf chez ceux qui sont pourvus d'une valvule en volute.

parois de l'intestin et pour la valvule spirale, et se ramifient ainsi dans deux plans bien distincts.

D'autres espèces présentent des dispositions un peu différentes, mais qui peuvent facilement se ramener à celle-ci.

Tel est le cas de l'*Acanthias*, qui, à première vue, possède une vascularisation intestinale artérielle fort différente de celle du *Galeus canis* (fig. 6).

Remarquons tout d'abord que les viscères de l'*Acanthias vulgaris* ont une forme et une disposition un peu différentes de celles que l'on observe chez le *Galeus*. Chez celui-ci, l'estomac, qui succède à un œsophage relativement étroit, s'élargit et s'allonge, de telle sorte que le fond du sac stomacal se trouve à peu près au niveau de l'appendice digitiforme; par contre, l'intestin valvulaire remonte très haut dans la cavité abdominale, de telle sorte que les trois parties du tractus: estomac, tube pylorique et intestin valvulaire, descendent à peu près un N renversé, assez régulier. Au contraire, chez l'*Acanthias vulgaris*, le tube digestif est plus rectiligne. L'estomac, moins vaste, descend aussi beaucoup moins loin dans la cavité viscérale; il se continue par un tube pylorique moins long et moins rétréci que celui du *Galeus canis*; ce tube pylorique débouche, comme d'habitude, à la partie antérieure de l'intestin valvulaire, dont la *Bursa Entiana* est au niveau du quart postérieur de l'estomac. En résumé, l'estomac et l'intestin, au lieu de se trouver ici accolés sur la presque totalité de leur longueur, sont rejetés l'un en avant, l'autre en arrière, de telle sorte que les rapports de contact des parties respectives du tractus, les unes avec les autres, sont notablement modifiées.

La vascularisation de ces diverses parties se modifie parallèlement, et d'une manière fort accentuée en ce qui concerne les troncs artériels principaux. Au lieu de trois artères naissant au voisinage l'une de l'autre, nous trouvons ici une artère antérieure, qui est un véritable tronc cœliaque, irriguant l'estomac, le foie et la partie antérieure de l'intestin valvulaire, et quitte l'aorte au niveau des sinus

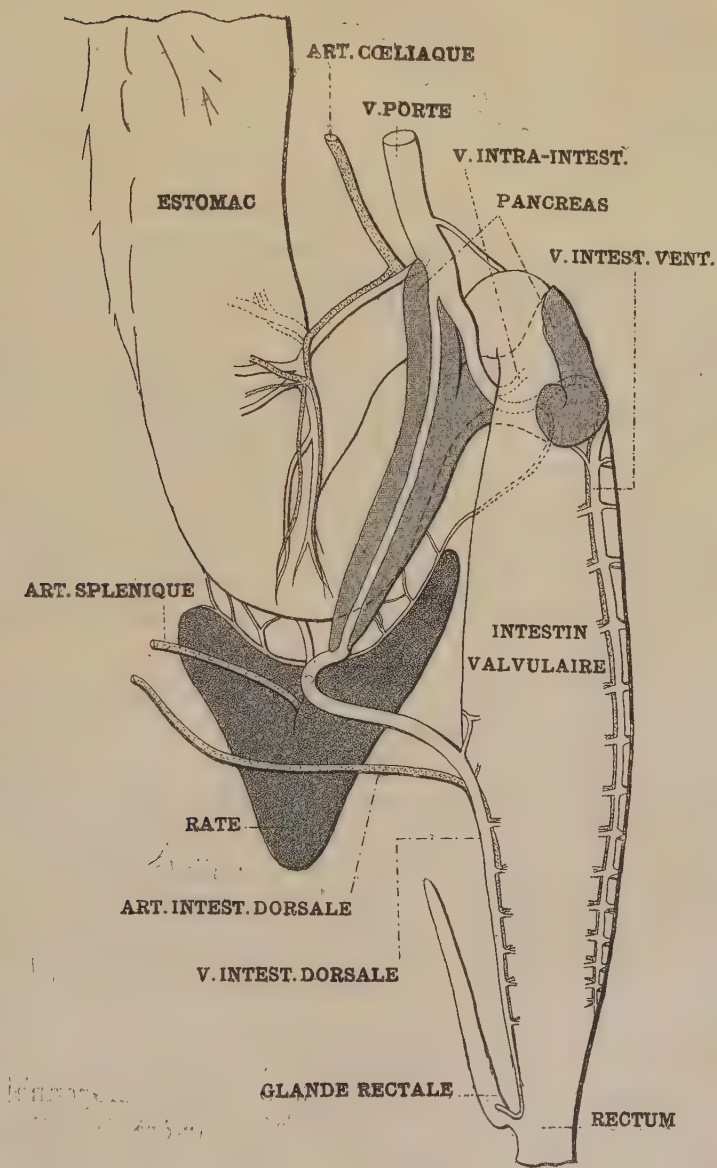


Fig. 6. — *Acanthias vulgaris*. Intestin et ses principaux vaisseaux. Les rapports des diverses parties ont été quelque peu modifiés, de façon à ramener dans un même plan toute la préparation, qui est un peu schématisée. Ces remarques s'appliquent également aux figures similaires.

cardinaux ; les deux autres artères, qui se rendent, l'une à la rate, l'autre à la partie postérieure de l'intestin valvulaire, quittent l'aorte beaucoup plus bas, dans la région contiguë aux parties qu'elles desservent. Ce fait entraîne une modification importante dans les rapports réciproques des artères intestinales ; néanmoins chacun des trois troncs artériels principaux de l'*Acanthias* peut être facilement homologué à l'un de ceux que je viens de décrire chez le *Galeus canis*.

L'artère antérieure, ou coeliaque, assure toute la vascularisation artérielle stomacale ; après avoir parcouru la cavité abdominale à droite du mésogastre, elle arrive au niveau de la *Bursa Entiana* où elle se divise pour se diriger : d'une part vers l'estomac, d'autre part vers la *Bursa* ; elle se divise encore dans cette dernière région pour assurer la vascularisation de la valvule, à laquelle elle fournit une artère intra-intestinale (1), et celle des parties antérieure et ventrale de l'intestin valvulaire (artère intestinale-ventrale). A l'estomac elle envoie des artères qui se ramifient surtout sur sa région postérieure, voisine du tube pylorique.

La seconde artère principale (art. splénique) de l'*Acanthias vulgaris* naît à peu près au niveau de la partie principale de la rate. Elle forme un tronc simple, qui aboutit au sillon creusé dans la partie moyenne de cet organe, et s'y ramifie ; elle envoie également des artéioles à la région adjacente de l'estomac et du tube pylorique, par l'intermédiaire du mésentère gastro-splénique. Une petite artère, issue du tronc coeliaque au niveau du pancréas, gagne également la rate et ferme le circuit artériel dans lequel elle est comprise.

Quant à la troisième artère principale, qui naît très près de la précédente, après avoir suivi un trajet un peu plus long que celle-ci, elle aboutit à la région moyenne de l'intestin valvulaire, et y forme une artère intestinale-dorsale identique à celle du *Galeus*. Comme cela a lieu dans la plupart des espèces, celle-ci envoie vers la région anté-

(1) Cette artère joint l'intestin au même point que la veine du même nom (fig. 6).

rieure un court rameau, peu important, tandis que vers le bas elle suit toute la région concave, dorsale, de l'intestin valvulaire, sur laquelle elle se ramifie en artérioles annulaires, disposées dans des plans parallèles, perpendiculaires au grand axe de l'intestin, et dont les ramifications s'anastomosent avec celles des branches symétriquement émises par l'artère intestinale-ventrale. Cette artère est encadrée sur presque tout son trajet par les deux rameaux de la veine satellite.

En résumé, par ces deux exemples, celui du *Galeus canis* et celui de l'*Acanthias vulgaris*, on voit quelles modifications peut subir la vascularisation intestinale artérielle pour se mettre en rapport avec les changements survenus dans la disposition des viscères. Chez le *Galeus canis*, ceux-ci étant en quelque sorte coalescents, et ramassés à un même niveau, ils sont desservis par des artères issues elles-mêmes d'un niveau

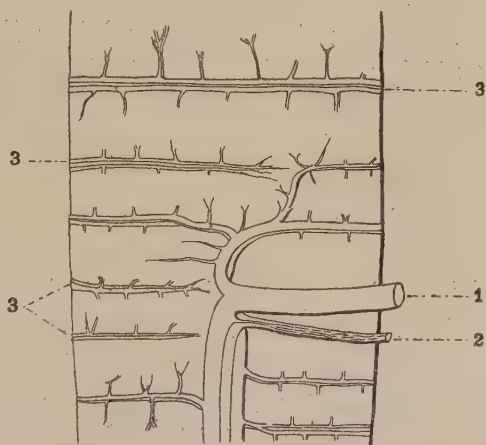


Fig. 7. — *Acanthias vulgaris*. Vaisseaux annulaires de l'intestin. — 1, veine intestinale-dorsale; 2, artère intestinale-dorsale couverte d'une gaine de vasa vasorum (décrite ci-dessous, p. 101); 3, vaisseaux annulaires émis par la veine et l'artère intestinales-ventrales.

à peu près identique, et les rapports sont plus étroits entre ces diverses artères. Au contraire, chez l'*Acanthias*, le tube digestif étant plus rectiligne, et ses diverses parties se trouvant à des niveaux différents, celles-ci sont desservies par des artères issues de l'aorte à des niveaux eux-mêmes différents, et entre lesquelles les rapports sont moins étroits.

Parker a décrit avec le plus grand luxe de détails, dans sa remarquable monographie du système sanguin du *Muste-*

lus antarcticus [5], tous les vaisseaux artériels ou veineux de ce Squalé. Il les répartit suivant un certain nombre de groupes distincts. Dans les artères périphériques relatives à l'intestin, il distingue un groupe artériel cœliaco-mésentérique, comprenant : 1° l'artère *cœliaque*, avec α) une artère gastrique antérieure, β) une artère hépatique droite, γ) une artère hépatique gauche et des artères pyloriques, δ) l'artère gastrique ventrale ; 2° l'artère *mésentérique* antérieure, avec : α) l'artère intestinale ventrale, et β) l'artère intra-intestinale.

Dans un autre groupe, celui de l'artère spermatico-mésentérique antérieure, il réunit : α) une artère spermatique antérieure, et β) l'artère dorsale-intestinale. Un nouveau groupe, celui de l'artère liéno-gastrique, comprend : α) des artères pancréatiques ; β) des artères gastriques dorsales ; γ) l'artère splénique. Enfin, un dernier groupe, celui de l'artère spermatico-mésentérique postérieure, renferme : α) les artères spermatiques postérieures, et β) l'artère mésentérique postérieure.

En se reportant au travail de Parker, et surtout aux excellentes figures qui l'accompagnent, il est facile d'identifier les dispositions du *Mustelus antarcticus*, malgré leurs particularités, avec celles que j'ai décrites plus haut sur le *Galeus canis* et l'*Acanthias vulgaris*.

Le premier groupe (cœliaco-mésentérique) est celui qui dépend du tronc cœliaque des figures 7 et 8 du présent travail. Le second (spermatico-mésentérique antérieur) correspond, abstraction faite de ses liaisons avec l'appareil génital, à l'artère intestinale dorsale des mêmes figures. Le troisième groupe (liéno-gastrique), moins complètement identifiable que les autres, correspond au système de l'artère splénique d'*Acanthias*. Enfin le quatrième groupe (spermatico-mésentérique postérieur) n'a de liaison avec l'intestin que par la glande digitiforme, et constitue l'artère (ou les artères) issue de l'aorte au niveau de cette glande et qui s'y ramifie après avoir traversé son court mésentère.

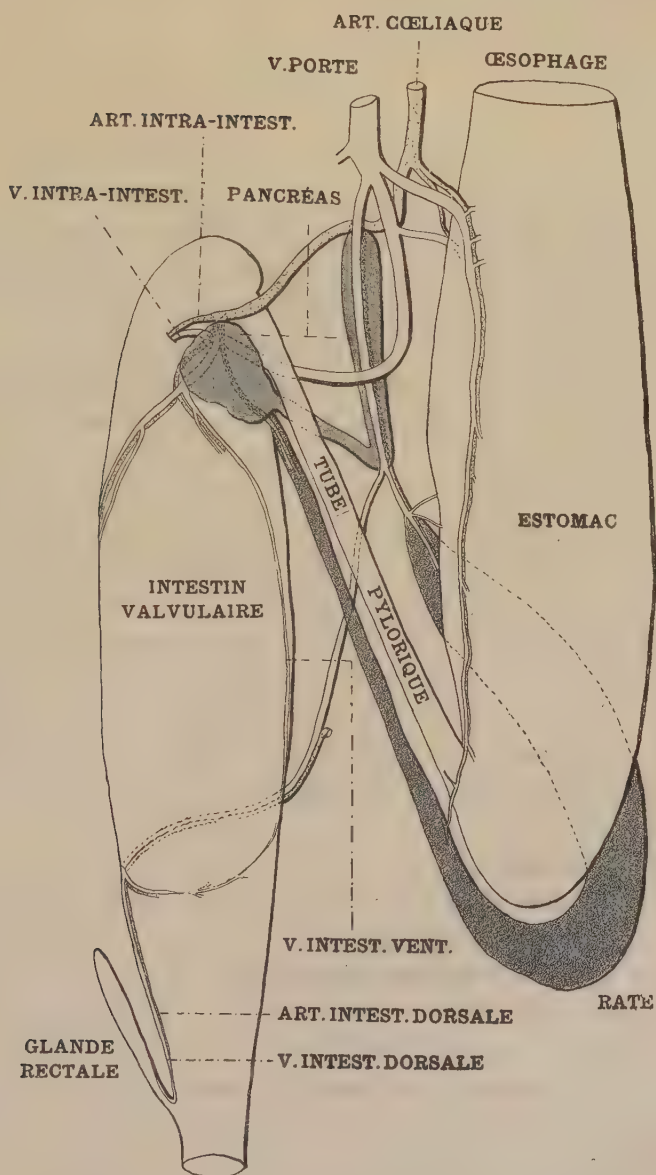


Fig. 8. — *Zygæna malleus*. Intestin et ses principaux vaisseaux.

De tous ces groupes, le premier, celui du tronc cœliaque, est toujours le plus important quant à l'étendue du territoire qu'il dessert.

De nouvelles modifications sont présentées par les Squales à valvule en volute, dont j'étudierai un type, celui du *Zygæna malleus* (fig. 8).

Nous voyons ici deux artères principales apporter au tube digestif le sang artériel (je laisse de côté celle de la glande digitiforme qui n'a pas directement trait au tube digestif). La première, ou tronc cœliaque, irrigue la presque totalité de l'intestin et de ses annexes ; elle envoie vers la région antérieure de l'estomac une artère bientôt ramifiée en deux autres, dont l'une suit toute la région de l'estomac sur laquelle se trouve replié le tube pylorique dans l'état normal des viscères ; et dont la seconde, beaucoup moins importante, n'irrigue que les parties antérieure et moyenne de l'estomac. Un peu plus loin, le tronc cœliaque se divise à nouveau ; l'une des artères ainsi engendrées se dirige vers la *Bursa Entiana*, et se ramifie dans cette région, au niveau de la partie adjacente du pancréas. Je reviendrai plus loin sur les branches qu'elle engendre ainsi. L'autre ramification du tronc cœliaque descend le long du pancréas (dont on remarquera la forme particulière sur la figure 8), puis elle gagne la partie principale de la rate, qui en est très voisine.

Les branches engendrées au voisinage de la *Bursa Entiana* sont au nombre de quatre ; la première, qui est la moins importante, gagne l'une des cornes de la rate ; une autre perfore les parois de l'intestin valvulaire et s'enfonce dans la valvule, dont elle suit le bord libre : c'est l'artère intra-intestinale, qui existait aussi dans les exemples précédents, et dont la présence est générale chez tous les Élasmo-branches. La valvule est ici du type enroulé en cornet, ou en volute ; aussi les vaisseaux intestinaux n'y présentent-ils pas la disposition cerclée que l'on remarque chez les Séla-ciens à valvule en spirale. En effet, les deux dernières rami-

fications de l'artère dont je viens de parler suivent une direction rectiligne, le long de l'intestin valvulaire, où elles courent d'avant en arrière, en divergeant un peu, sans émettre d'artérioles annulaires.

Le second tronc artériel principal ne forme ici que l'artère intestinale dorsale, comme le troisième tronc d'*Acanthias*. Il joint l'intestin valvulaire dans sa région postérieure et le suit jusqu'au rectum ; son trajet sur l'intestin est assez court et orienté dans la même direction que l'une des branches artérielles qui, comme je l'ai dit plus haut, descendent le long de l'intestin. Près du point où l'artère intestinale-dorsale joint l'intestin, elle émet un rameau qui va s'anastomoser avec la seconde de ces dernières branches artérielles.

Cette dernière partie du système artériel intestinal est très particulière, et ne paraît revêtir cette forme que chez les Squales à valvule en volute.

Raies. — Hyrtl [4] a figuré et nommé presque tous leurs vaisseaux, et ce sont ses dénominations qui, depuis, ont prévalu et ont été étendues aux artères analogues que l'on rencontre chez les Squales et même chez les Téléostéens. Ceux-ci, en effet, ont une vascularisation artérielle intestinale assez semblable à celle des Élamobranques, tandis qu'il n'en est pas de même de la vascularisation veineuse.

Chez les Téléostéens (Voy. Cuvier, Agassiz et Vogt), une artère abdominale ou cœliaque naît de l'aorte dorsale dès l'origine de celle-ci, et se ramifie sur l'intestin en formant : 1° une artère intestinale, qui se divise en gastro-splénique, gastro-hépatique, et deux mésentériques ; 2° une artère de la vessie natatoire ; 3° deux artères spermatiques.

Chez les Raies, l'artère abdominale se dédouble (Monro) ; elle est remplacée par deux troncs issus de l'aorte au voisinage l'un de l'autre, et dont le premier est généralement appelé artère cœliaque, tandis que le second reçoit plutôt le nom de mésentérique. J'ai employé plus haut, pour les Squales, la première de ces expressions ; quant à la seconde,

empruntée à l'anatomie humaine, peut-être y a-t-il moins

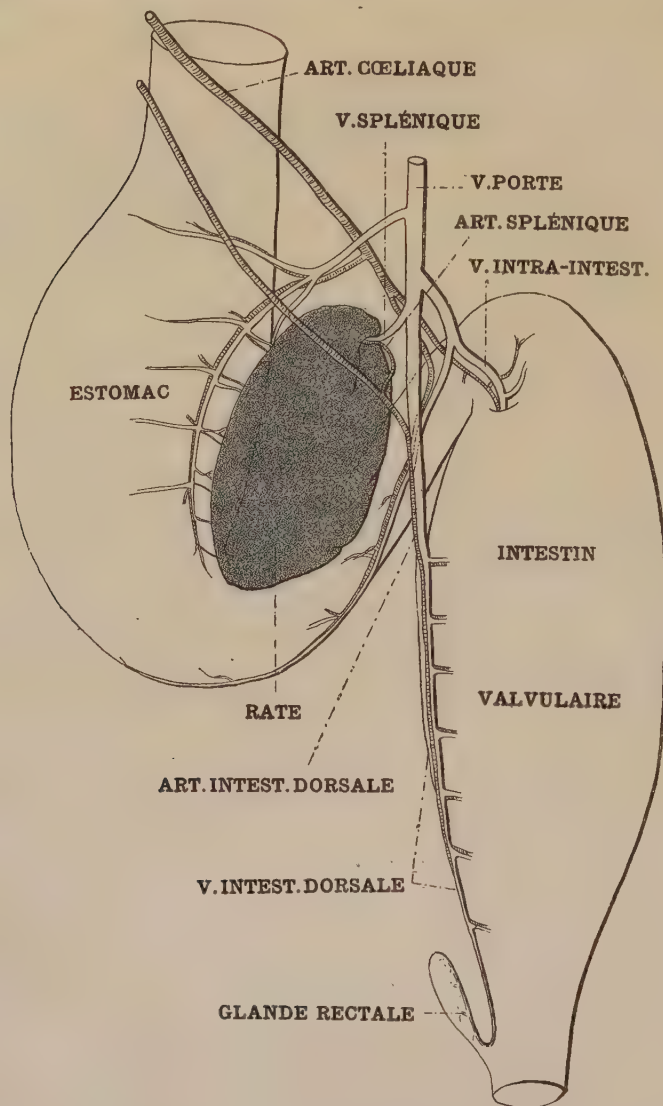


Fig. 9. — *Raja clavata*. Intestin et ses principaux vaisseaux. (Le pancréas est supprimé.)

de motifs pour la conserver en raison du rôle spécial qu'a ici la veine qu'elle désigne. Le nom d'artère intestinale-dor-

sale aurait l'avantage de rappeler sa situation et ce rôle.

La figure 9 reproduit les principales artères intestinales chez une *Raja clavata*.

L'artère cœliaque dessert l'estomac, le foie, la valvule spirale, où elle forme toujours une artère intra-intestinale, moins développée que chez la plupart des Squalés, où elle peut atteindre des dimensions considérables (*Carcharias*, *Zygæna*). Elle dessert encore, par de petites artérioles, la partie antérieure de l'intestin valvulaire, mais elle ne forme pas, comme chez un grand nombre de Squalés, d'artère intestinale-ventrale.

La seconde artère (mésentérique) dessert la rate, à laquelle elle envoie une petite artériole, qui y pénètre au voisinage de la veine splénique. Mais son rôle principal est de former une artère intestinale-dorsale, d'autant plus importante ici qu'il n'y a pas d'intestinale-ventrale. Elle émet de nombreux vaisseaux annulaires (environ de 7 à 10) qui cerclent complètement l'intestin et s'anastomosent fréquemment les uns avec les autres.

C. — Système porte-hépatique.

Lorsqu'on ouvre la cavité abdominale d'un Sélacien, Squalé ou Raie, on est tout d'abord frappé par le volume énorme du foie. Celui-ci est généralement composé de deux lobes symétriques (plus rarement de trois) à peu près égaux, et entre lesquels on peut remarquer un petit lobe cystique, le plus souvent très peu développé. En rabattant ces lobes, latéralement ou antérieurement, on voit que chacun d'eux reçoit une forte branche veineuse, provenant de la division d'un tronc, presque toujours unique, qui est celui de la *veine porte*, et dont les racines sont formées par les veines du tube digestif et de ses annexes, c'est-à-dire par les veines gastriques, intestinales proprement dites, spléniques et pancréatiques.

Le tronc de la veine porte peut revêtir divers aspects. Le

plus souvent il est unique, assez court; c'est le cas que je figure chez le *Galeus canis*, l'*Acanthias vulgaris*, et le *Scyllium stellare* (fig. 10, 11, 12). Il appartient ainsi au cinquième type de Rathke. Divers auteurs ont signalé d'importantes variations dans la constitution de ce tronc principal. Il est double chez la Torpille (Duvernoy), multiple chez *Zygæna* (Meckel) (1). En général, il finit par se diviser en autant de ramifications qu'il y a de lobes du foie, chacun de ces lobes recevant ainsi une veine distincte, qui y pénètre à la partie antérieure et dorsale. Chez les Raies (Monro), la veine porte se divise ainsi en trois parties, et il en est de même chez beaucoup de Squales.

La manière dont se répartissent les branches de la veine porte sur les différents viscères se fait d'après un plan assez constant, en rapport avec l'uniformité d'organisation du tube digestif des Sélaciens.

Squales. — Étudions par exemple le *Scyllium stellare*. Le tronc principal de la veine porte est unique et court; il longe l'estomac jusqu'au niveau de la pointe postérieure du pancréas, auquel il est accolé, et dont il reçoit de nombreuses veinules. Un peu en avant du point où la veine porte joint le pancréas, c'est-à-dire dans sa région tout à fait antérieure, elle reçoit une première branche qui se ramifie sur la partie ventrale de l'estomac, parcourant ainsi presque toute une face de ce viscère : c'est la veine gastrique-ventrale. Un peu au-dessous du débouché de cette veine, dans la région où la veine porte commence à s'accoler au pancréas, celle-ci reçoit encore deux branches, relativement symétriques. L'une de ces branches se rend à la partie antérieure de l'estomac, qu'elle joint après un court trajet, et sur laquelle elle se ramifie : c'est la veine gastrique-antérieure; l'autre branche, beaucoup plus importante, se rend à l'intestin valvulaire qu'elle joint près de la *Bursa Entiana*; nous en reparlerons plus loin.

Au niveau de la pointe postérieure du pancréas, la veine

(1) Je pense que Meckel veut dire simplement que ce tronc se ramifie en arrivant au foie.

porte cesse de former un tronc principal unique, pour se ramifier en plusieurs branches; elle forme alors une sorte

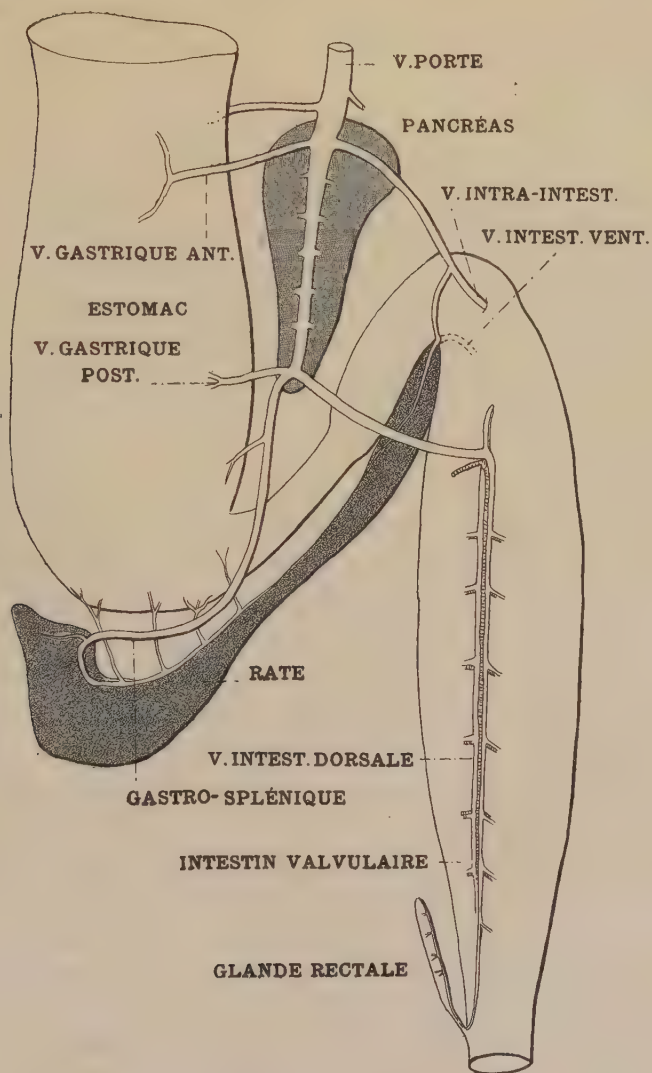


Fig. 10. — *Scyllium stellare*. Intestin et ses veines principales.

de V, dirigé en sens contraire de celui qui est formé par la rate, et dont l'une des branches, se rendant à l'intestin val-

valvulaire, le joint dans sa partie moyenne. Elle s'y accole à l'artère intestinale-dorsale et doit recevoir le nom de veine intestinale-dorsale. L'autre branche du V se ramifie elle-même rapidement. Elle envoie d'abord une veine à la partie adjacente de l'estomac; cette veine, assez semblable à la gastrique-antérieure, peut recevoir le nom de gastrique-postérieure. La veine dans laquelle se jette celle-ci descend elle-même le long de l'estomac. Arrivée à la partie terminale de ce viscère, elle s'incurve, va rejoindre la plus courte des deux branches de la rate, s'accole à celle-ci et suit son bord concave, de manière à remonter jusqu'à la partie moyenne de la grande branche splénique qui se dirige vers la partie antérieure de l'intestin valvulaire. Sur son trajet, elle reçoit, par l'intermédiaire du mésentère gastro-splénique, des veinules qui se ramifient sur l'estomac et le tube pylorique.

Cette veine, commune à l'estomac et à la rate, peut recevoir le nom de gastro-splénique. Ainsi se trouve assurée la vascularisation veineuse de l'estomac, de la portion initiale du tube pylorique, du pancréas et de la masse principale de la rate.

La veine symétrique du tronc gastrique-antérieur est, comme je l'ai dit plus haut, fort importante. Elle plonge directement dans l'intestin valvulaire, au-dessous de la *Bursa Entiana*, mais, un peu en avant de ce point, elle reçoit une autre veine qui, elle-même, se ramifie en deux autres. L'une de ces dernières se dirige vers la grande branche de la rate, s'accole au tissu splénique et, descendant le long de cette branche, finit par s'anastomoser avec la partie récurrente de la veine gastro-splénique : ce sera la veine splénique-antérieure. La seconde veine parcourt la région ventrale de l'intestin valvulaire et s'y divise en veinules; elle est réduite chez le *Scyllium stellare* à un tronc assez court, mais atteint fréquemment un assez grand développement; c'est la veine intestinale-ventrale.

La grosse veine dans laquelle vont se jeter la splénique-

antérieure et l'intestinale-ventrale pénètre, ai-je dit, dans

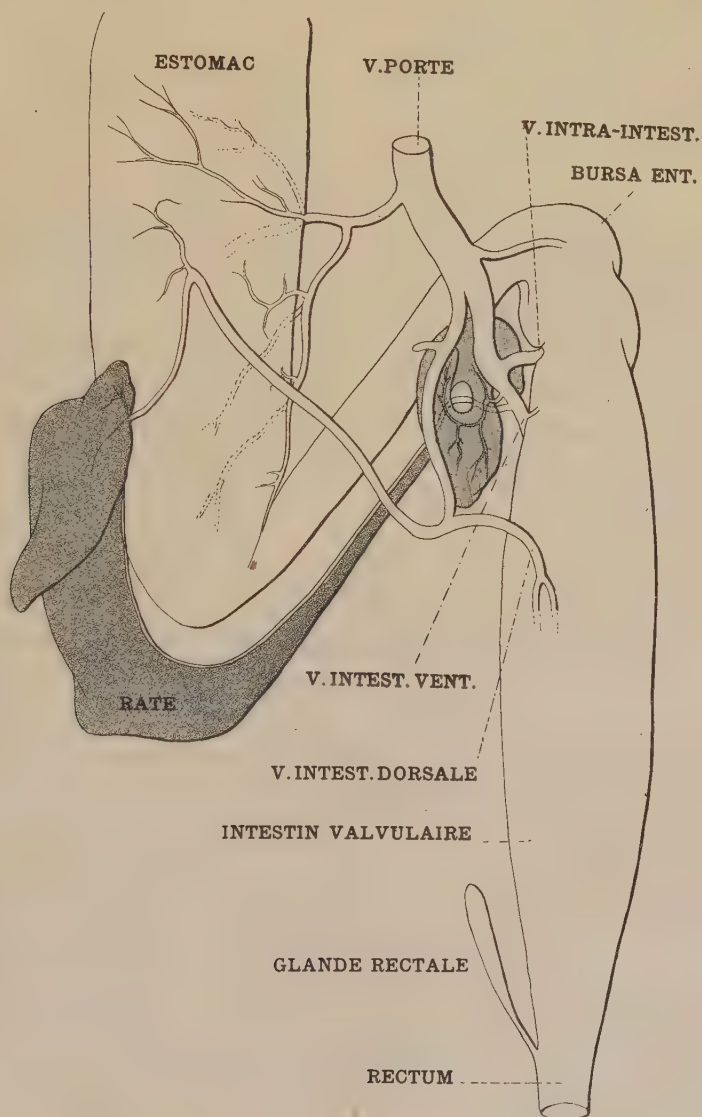


Fig. 11. — *Galeus canis*. Système porte-hépatique.

l'intestin valvulaire. La plupart des anatomistes qui se sont

occupés du système circulatoire des Sélaciens ne l'ont pas suivie plus loin et l'ont tout aussi négligée que son artère satellite : l'intra-intestinale. C'est, en réalité, l'une des plus importantes de celles qui assurent la vascularisation de l'intestin valvulaire; avec l'intestinale-dorsale, c'est assurément la plus constante. Cette veine pénètre dans les parois de l'intestin au point où celui-ci reçoit les canaux cholédoque et pancréatique, et l'artère intra-intestinale; puis elle s'enfonce dans la valvule spirale dont elle suit le bord libre, et y prend une situation et un rôle analogues à ceux de la veine intra-intestinale de la Lamproie.

Quant à la veine qui naît à l'extrémité postérieure du pancréas, symétriquement à la gastro-splénique, et va joindre la partie moyenne de l'intestin valvulaire, elle a aussi, dans la nutrition, un rôle considérable. Arrivée au contact de l'intestin, elle se divise, comme l'artère intestinale-dorsale, en deux branches, dont l'une, très courte, remontant en avant dans la direction de la *Bursa Entiana*, ne tarde pas à se ramifier dans l'épaisseur de l'intestin, et dont l'autre, beaucoup plus importante, descend au contraire le long du bord dorsal de celui-ci, atteint le pédoncule de la glande digitiforme, et remonte le long de cette glande dont elle reçoit le sang par un grand nombre de veinules. La veine intestinale-dorsale ainsi réalisée est double sur presque tout son parcours et encadre l'artère du même ordre, dont le tronc unique se trouve emprisonné entre les deux veines résultant de ce dédoublement. Ces dernières émettent, comme l'artère, des ramifications annulaires qui cerclent l'intestin de rameaux artérioso-veineux régulièrement disposés. Le plus souvent, ces rameaux annulaires sont eux-mêmes composés d'une artériole encadrée entre deux veinules; les anastomoses sont fréquentes entre les divers anneaux vasculaires (Voy. la figure 7).

D'autres anastomoses se remarquent entre la veine intra-intestinale et les deux autres veines principales de l'intestin valvulaire. La figure 12 montre l'une de ces anastomoses,

très large et très nette, entre l'intra-intestinale et l'une des branches de l'intestinale-dorsale, tout près du point où celle-ci quitte l'intestin (*Acanthias vulgaris*).

Malgré quelques variations spécifiques, et même individuelles, le système porte-hépatique des Sélaciens peut se ramener au plan que je viens de décrire chez le *Scyllium stellare*.

Si l'on examine ce système chez un *Centrophorus granulosus*, par exemple, on voit que, malgré quelques différences, il se compose de vaisseaux identiques à ceux que je viens d'énumérer.

Les veines gastriques forment, à la face dorsale de l'estomac, deux veines : l'une antérieure, l'autre postérieure, débouchant très près l'une de l'autre dans le tronc unique de la veine porte, vers le tiers antérieur de l'estomac. La face ventrale du même viscère présente trois veines principales débouchant isolément dans la veine porte, et couvrant de leurs ramifications toute cette partie de l'estomac. Il y a ici une véritable rate accessoire, analogue à celle que Moreau a signalée chez la Centrine. La partie antérieure de la grande branche splénique (celle qui se trouve le plus fréquemment dans l'angle formé par le tube pylorique et l'intestin) est en effet entièrement détachée de la masse principale de la rate, et se trouve rejetée plus haut, contre l'estomac.

La veine porte, après avoir reçu le débouché des deux veines gastriques dorsales, suit le pancréas en s'enfonçant dans le tissu pancréatique sans y disparaître tout à fait.

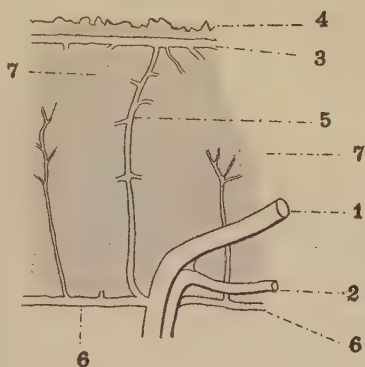


Fig. 12. — *Acanthias vulgaris*. Anastomose entre la veine intra-intestinale et un rameau de l'intestinale-dorsale. — 1, veine intestinale-dorsale; 2, artère intestinale-dorsale; 3, veine intra-intestinale; 4, bord plissé de la valvule; 5, anastomose entre la veine intra-intestinale et le rameau de l'intestinale-dorsale; 6, vaisseau annulaire émis par la veine intestinale-dorsale; 7, partie de la valvule, étalée.

Comme chez les autres Squales, elle reçoit un tronc formé

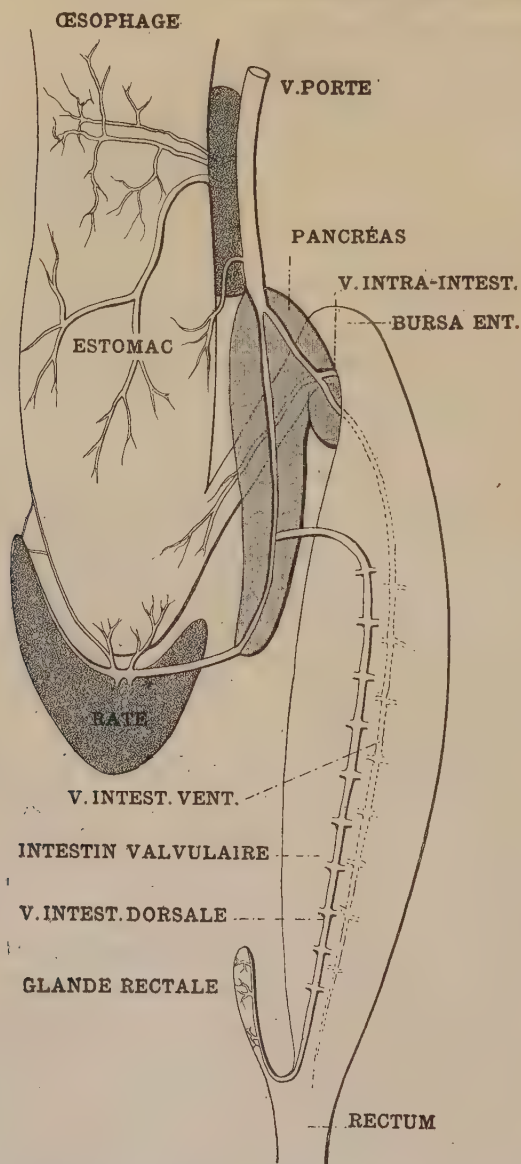


Fig. 13. — *Centrophorus granulosus*. Intestin et ses principaux vaisseaux, par les veines intra-intestinale, intestinale-ventrale et splé-

nique-antérieure ; mais ici cette dernière veine ne pourrait recevoir ce nom que par analogie, car, par suite de la formation d'une rate accessoire rejetée plus haut, elle se ramifie surtout sur le tube pylorique. La veine porte reçoit la veine intestinale-dorsale vers le tiers postérieur du pancréas ; puis elle prolonge son trajet, devient libre, et atteint la portion médiane de la rate, où elle se ramifie en plusieurs branches qui se distribuent les unes dans cet organe, les autres sur la partie adjacente de l'estomac.

Les vaisseaux intra-intestinaux existent ici, comme d'ailleurs chez tous les Plagiostomes. Sur un exemplaire bien injecté de *Centrophorus granulosus*, la valvule spirale se montrait abondamment vascularisée, et recouverte comme d'un véritable plexus par les ramifications des vaisseaux intra-intestinaux. Je rappellerai, du reste, que, de ces vaisseaux, on n'a tout d'abord connu que la veine, découverte par Duvernoy (Voy. ci-dessus) et longtemps considérée comme aberrante et propre à quelques espèces pourvues de valvule en volute. Les vaisseaux intra-intestinaux ont été ensuite revus chez quelques Squales par Parker, qui a même trouvé la veine intra-intestinale, sous forme d'un tronc important, chez *Callorhynchus antarcticus* (1). J'ai retrouvé ces vaisseaux chez tous les Plagiostomes que j'ai pu étudier (Squales, Raies, Chimère arctique) (2), mais avec des difficultés variables, car ils sont parfois assez réduits, comme chez les Raies, et il convient, pour les bien étudier, de choisir la partie antérieure ou la partie moyenne de la valvule. Dans la partie terminale de celle-ci, ils peuvent devenir très fins, et finissent par se confondre avec des lacunes dont je parlerai plus loin, et qui sont identiques à celles de la Lamproie. Il arrive parfois que les injections ne pénétrant pas

(1) On sait que les Holocéphales se réduisent à deux genres : *Callorhynchus*, des mers du Sud, et *Chimara*, d'une distribution géographique assez étendue.

(2) La valvule spirale d'un *Ceratodus Forsteri* m'a également montré des vaisseaux intra-intestinaux, dont je n'ai pu faire l'étude complète par suite du mauvais état de conservation de cette pièce.

dans ces vaisseaux, surtout chez les espèces où ils sont d'un calibre réduit; c'est surtout ce qui arrive avec les masses injectables à chaud, car si l'on ouvre l'intestin pour favoriser une élévation de température de la valvule, on risque de déterminer des lésions par lesquelles s'échappe la masse injectée, et si l'on ne pratique aucune ouverture dans l'intestin, la valvule ne participe pas à l'élévation de température des parois intestinales, et la masse se fige dans la partie initiale de ses vaisseaux.

D'après tout ce qui précède, on voit que le système porte-hépatique est constitué d'après un plan constant. Celui d'un

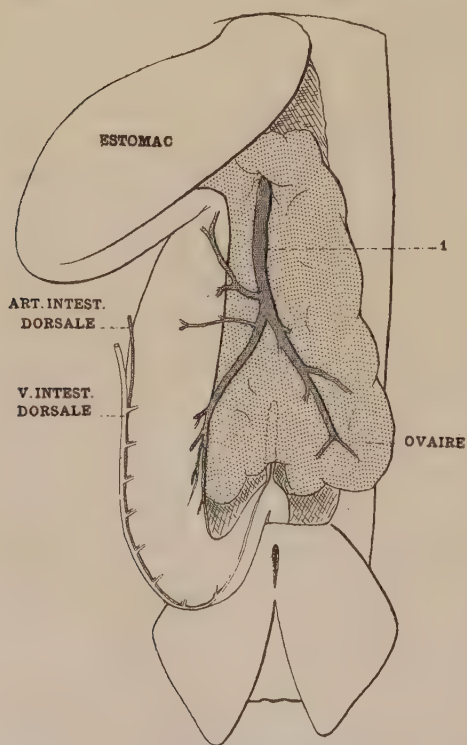


Fig. 14. — *Scyllium catulus* ♀. Veine commune à l'ovaire et à l'intestin.

Centrophorus est analogue à celui d'un *Scyllium*, et d'autres exemples nous montreraient une analogie identique. La vie dans les grands fonds (c'est le cas du *Centrophore*) ne détermine aucune modification dans cette partie du système veineux, et ne paraît du reste influencer aucune des autres parties de ce système.

D'intéressantes particularités sont présentées par certaines espèces chez lesquelles apparaissent des liaisons étroites entre la vascularisation veineuse intestinale et

celle des organes génitaux. C'est ainsi qu'en étudiant le *Scyllium catulus* ♀, on voit un large vaisseau, presque sinusi-

forme, se détacher de la région médiane antérieure de la paroi dorsale du corps, puis se diriger, d'avant en arrière, à la face ventrale de l'ovaire (unique chez *Scyllium*), et se ramifier tant sur la glande génitale que sur l'intestin valvulaire. La congestion dont cette partie est le siège, à l'époque de l'activité sexuelle, rend cette disposition encore plus évidente (fig. 14).

Je rappellerai enfin qu'une description très détaillée des veines de *Mustelus antarcticus* a été donnée par T.-J. Parker [5], qu'il faut citer à chaque page lorsqu'on étudie la vascularisation des Sélaciens.

Raies. — Le système porte-hépatique y est constitué d'une manière analogue à celle des Squales ; il est peut-être un peu plus condensé. Parker [4], dans sa description du système veineux de la Raie (1), étudie ce système en quelques lignes qui suffisent à en donner une idée exacte, abstraction faite de son omission de la veine intra-intestinale et du manque de description des autres veines de l'intestin valvulaire. Il remarque que la veine porte est formée par deux facteurs principaux : l'un (gastrique) pour l'estomac, l'autre (mésentérique) pour l'intestin, le tronc mésentérique étant formé d'une branche principale venant du côlon (intestin valvulaire), d'une veine splénique, de trois petites pancréatiques, et d'une duodénale.

La figure 9 représente la vascularisation intestinale de *Raja clavata*. On y voit un tronc porte unique, recevant d'abord une veine gastrique, presque immédiatement ramifiée en trois autres, puis une veine qui descend le long du tube pylorique, gagne la grande courbure de l'estomac, et reçoit, près de son embouchure, l'affluent de la veine intra-intestinale. La veine porte, continuant sa course d'avant en arrière, reçoit une veine splénique, puis se prolonge en une veine intestinale-dorsale analogue à celle des Squales. Celle-ci émet des vaisseaux annulaires, cerclant l'intestin

(1) L'espèce qu'il décrit est *Raja nasuta*.

valvulaire et y traçant extérieurement les tours de spire de la valvule ; elle reçoit encore le sang de la glande digitiforme. On n'observe pas ici de veine intestinale-ventrale, mais l'intra-intestinale, au sortir de l'intestin, reçoit quelques veinules de la région antérieure de cet intestin.

D. — Système sus-hépatique.

Le sang amené au foie par la veine porte est repris, après avoir traversé cette glande, par des veines sus-hépatiques généralement modifiées d'une façon fort remarquable. Chaque lobe du foie comporte le plus souvent une grosse veine sus-hépatique ; toutes les veines ainsi formées convergent vers la partie antérieure de l'organe, et y engendrent par leur confluence, sauf de très rares exceptions, un vaste sinus que traverse le sang sus-hépatique avant d'être déversé dans les canaux de Cuvier. Ce sinus équivaut à la veine cave postérieure qui prend un si grand développement chez les Vertébrés plus élevés (1). Les veines cardinales des Poissons ne sont en effet que l'équivalent des azygos.

C'est Monro [2] qui paraît avoir décrit le premier le sinus sus-hépatique (2) des Sélaciens. La disposition très particulière qu'affectent les veines sus-hépatiques du

(1) Il n'est peut-être pas inutile de rappeler que, chez les Ganoïdes, cette ébauche de veine cave postérieure prend un commencement de développement ; elle se prolonge assez loin dans l'abdomen, et ressemble ainsi à la veine cave des Vertébrés supérieurs.

(2) Cette expression de sinus *sus-hépatique*, c'est-à-dire formé par les veines de ce nom, est équivalente à celle de sinus *hépatique*. Des anthropotomistes, peu habitués à l'anatomie comparée, ont parfois appliqué la première de ces expressions au sinus veineux commun, encore nommé sinus ou canal de Cuvier, formé, si ce n'est chez les Cyclostomes, de deux parties ou canaux symétriques, et qui existe chez tous les Poissons. Pour d'autres sinus, les confusions ont été encore plus graves. Il convient donc de bien définir les termes que l'on applique aux diverses parties de l'appareil vasculaire si remarquable des Sélaciens, si l'on veut éviter des descriptions incompréhensibles.

Lamna cornubica fut décrite par Duméril. Ce Squalé présente une remarquable tendance à la division de ses vaisseaux en fins rameaux formant des plexus artérioso-veineux compliqués. La partie antérieure de sa cavité abdominale est occupée par de semblables plexus. Ceux-ci sont composés à la fois par les vaisseaux artériels intestinaux, et par certaines veines sus-hépatiques, dont les nombreuses divisions s'enlacent avec celles des artères ci-dessus pour former des réseaux compliqués. En outre des veines sus-hépatiques qui prennent part à la formation de ces réseaux, il s'en trouve deux autres qui ramènent directement dans les canaux de Cuvier une partie du sang sus-hépatique. Cette disposition ne paraît avoir été retrouvée chez aucun autre Sélacien.

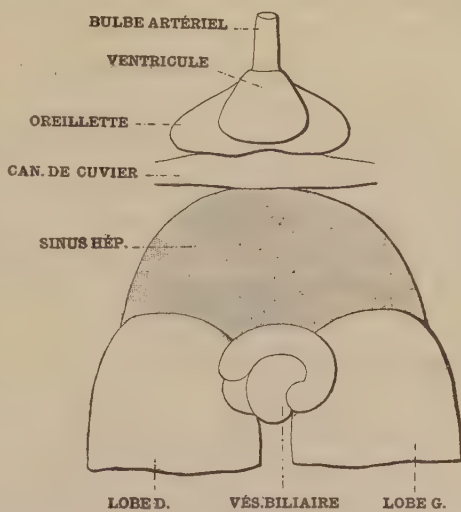


Fig. 15. — *Scyllium stellare*. Foie, dont le sinus veineux sus-hépatique est légèrement distendu.

Dans l'immense majorité des cas, la partie antérieure du foie se trouve simplement prolongée en un vaste sinus, recevant les veines sus-hépatiques, et qui s'avance plus ou moins dans l'intérieur des lobes. Ce sinus a été décrit par divers auteurs; Sappey [2] en a donné une bonne description; il le nomme lac sanguin sous-œsophagien, par opposition au lac sus-œsophagien (il désigne ainsi les sinus cardinaux ou de Monro). Lorsqu'on ouvre la cavité abdominale d'un Sélacien, on voit très facilement ce sinus à la partie antérieure du foie; le plus souvent il est vide; il est, du reste, fort rare de trouver les vaisseaux ou les sinus

remplis de sang (1), surtout chez un sujet mort depuis plusieurs heures. Dans cet état, le sinus se présente comme formé par une membrane très mince; la partie dorsale et la partie ventrale de ce sinus, qui est aplati contre l'œsophage, sont accolées l'une contre l'autre, et l'on ne se douterait pas ainsi du volume absolument énorme qu'il représente lorsqu'il est, non pas distendu, mais simplement rempli par une injection. Dans sa partie médiane, ce sinus

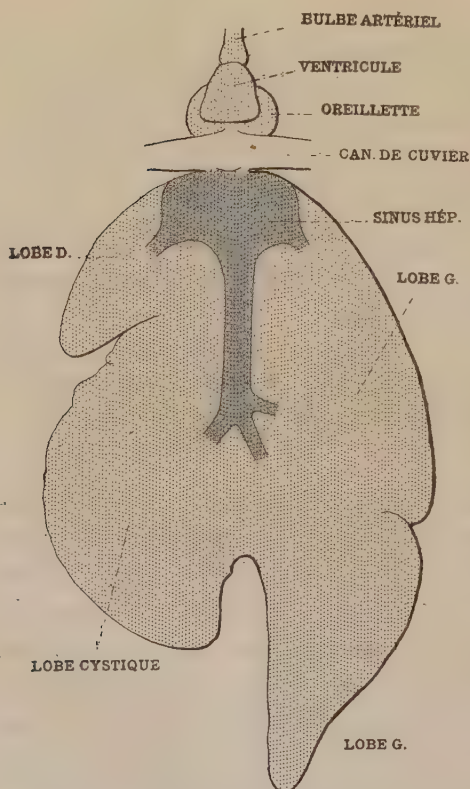


Fig. 16. — *Pristiurus melanostomus*. Foie.

est traversé par un vestige de cloison longitudinale, qui lui donne une apparence tout à fait symétrique. Des trabécules irrégulières obstruent incomplètement sa cavité; beaucoup d'entre elles sont orientées obliquement, et de manière à relier sa paroi dorsale ou œsophagienne à sa paroi ventrale; elles empêchent ainsi le sinus de se distendre outre mesure. Dans sa partie postérieure, celui-ci se continue par de grosses veines sus-hépatiques; il y en a au moins une par lobe du foie; d'autres veines du même ordre,

moins importantes, y débouchent aussi. A sa partie antérieure, il communique avec le sinus de Cuvier, par deux ori-

(1) Les vaisseaux du système porte sont au contraire généralement pleins.

fices symétriques, très rapprochés, occupant la région axiale, et correspondant à chacune des deux parties symétriques déterminées par le vestige de cloison médiane. Ces orifices de communication avec les canaux de Cuvier sont disposés de telle sorte que le sang puisse passer du sinus hépatique dans celui de Cuvier, tandis que le retour en sens contraire est impossible; leurs bords sont, à cet effet, repliés en valvules.

Cette description peut s'appliquer à la plupart des Sélaciens (fig. 15); quelques variantes peuvent aussi se présenter; j'en figure une chez un *Pristiurus* (fig. 16).

Cependant, certains Spinacités présentent une exception fort importante : ils sont dépourvus de sinus sus-hépatique, et le sang qui a traversé le foie se trouve, chez ces Squales, ramené aux canaux de Cuvier par deux grosses veines symétriques, desservant l'une le lobe droit, l'autre le lobe gauche de cet organe. Ces deux veines, indépendantes l'une de l'autre, sont complètement incluses dans le tissu de la glande, et débouchent séparément dans les canaux de Cuvier par deux orifices identiques à ceux du sinus hépatique des autres Sélaciens (fig. 17).

N'ayant d'abord constaté cette absence que chez les Centrophores, qui vivent habituellement dans la zone abyssale de l'Océan, je m'étais demandé s'il y avait là un fait en rapport avec les conditions physiologiques de la vie dans les grands fonds. Mais à la suite de recherches faites aux pêcheries de Requins de Sétubal (1), j'ai pu trancher cette

(1) L'un des ports principaux du Portugal, au sud de Lisbonne. Depuis un temps immémorial, les pêcheurs de cette localité se livrent à la pêche des Squales, qu'ils vont chercher jusque sur des fonds de 1800 mètres et plus. Les naturalistes du *Travailleur* avaient assisté à cette pêche fort curieuse, et une intéressante description en fut donnée par M. Vaillant dans les comptes rendus de leur voyage. Depuis cette époque, les conditions générales de la pêche, sur cette partie des côtes du Portugal, se sont profondément modifiées, et la pêche des Requins a fait place à d'autres industries moins dangereuses et plus lucratives. Il m'a été possible, néanmoins, de me procurer les différentes espèces de Squales que je désirais étudier. En effet, à certaines époques, les pêcheurs de Sétubal abandonnent les filets à Sardines pour se livrer à la pêche d'un autre Téléostéen, le *Lepidopus argenteus*, Poisson très

question dans le sens négatif, car j'ai retrouvé la même disposition chez d'autres Spinacités qui vivent dans la zone littorale ou dans la zone côtière (genre *Acanthias*). Il y a donc là une disposition propre à certains membres d'une même

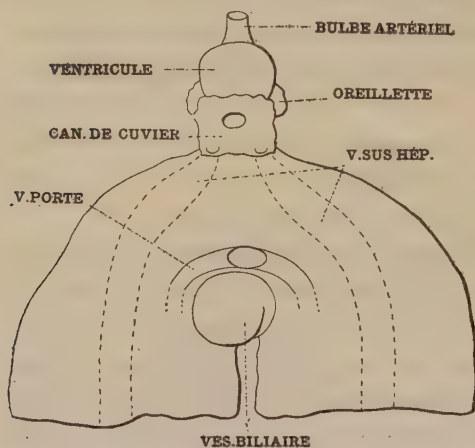


Fig. 17. — *Centrophorus granulosus*. Foie, montrant l'absence de sinus sus-hépatique.

famille, peut-être à tous, mais indépendante des conditions dans lesquelles ils vivent actuellement. En effet, aucune cause physiologique actuelle ne saurait être invoquée ici; le régime d'un *Acanthias* ne diffère pas sensiblement de celui d'un *Scyllium*; ces deux genres, dont l'un n'a pas de sinus hépatique, tan-

dis que l'autre en possède un, très développé, vivent dans les mêmes milieux et sont souvent capturés par les mêmes lignes. Des conditions embryologiques doivent donc intervenir seules pour déterminer la présence ou l'absence de ce sinus.

recherché, qui vit habituellement fort loin des côtes, mais remonte à certains moments (de février à juin) sur des fonds de 100 à 200 mètres, où il est pris par les pêcheurs de Sétubal. En même temps que le *Lepidopus argenteus*, ceux-ci capturent parfois des Centrophores et des Centroscymnes, qui paraissent être venus sur ces fonds en poursuivant le *Lepidopus* à la façon dont divers Squales poursuivent les bancs de Poissons. Ce fait montre que ces Centrophores et ces Centroscymnes, qui vivent habituellement et normalement dans la zone abyssale, où on les croyait confinés, peuvent émigrer de celle-ci vers la zone côtière. Du reste, il ne paraît exister dans leur organisation aucune particularité qui doive limiter leur habitat. Sans doute, le facteur température, reconnu le plus important à ce point de vue, est fort différent dans la zone abyssale et dans la zone de 100 à 200 mètres, mais l'émigration des Squales des grands fonds ne peut se faire que lentement, en leur permettant, par conséquent, le passage ménagé des températures très froides des abysses aux températures plus douces de la zone côtière.

Le sinus veineux sus-hépatique des Sélaciens présente une ressemblance frappante avec celui que l'on observe chez certains Mammifères plongeurs (Cétacés, Pinnipèdes, Loutre, Castor...). Néanmoins, chez ceux-ci, nous ne trouvons pas les trabécules qui, chez les Sélaciens, réunissent entre elles les parois du sinus. Cette disposition particulière que présente le foie de certains Mammifères a, depuis longtemps, frappé les anatomistes, qui se sont efforcés, avec plus ou moins d'ingéniosité, d'en découvrir la raison physiologique. La raison généralement admise, tant pour ce sinus que pour les autres dispositions sinusiformes ou plexiformes que l'on rencontre chez ces derniers Mammifères, et aussi chez les Oiseaux plongeurs et même chez les Tortues, est la suivante : lorsque l'animal plonge, l'hématose ne peut se produire, puisque l'air n'arrive plus au contact de l'épithélium pulmonaire ; néanmoins, la circulation continue à s'effectuer par suite de l'ininterruption des mouvements du cœur. Dès lors, le sang veineux se rassemble dans les sinus ou plexus dont le système circulatoire est pourvu, et lorsque l'animal revient à la surface de l'eau pour y respirer, la totalité du sang ainsi emmagasiné est déversée dans la veine cave, et de là dans la circulation pulmonaire, où s'effectue l'hématose. On a fait remarquer que la présence d'une sorte de sphincter autour de la veine cave inférieure du Phoque et du Marsouin, entre le diaphragme et l'oreillette (M.-J. Weber), pouvait favoriser cette stase sanguine. Ce sphincter paraît ne pas toujours exister (Siebold et Stannius).

Cette théorie fort ingénieuse a rencontré des contradicteurs. Je ne puis que renvoyer, pour sa discussion, à la traduction française du traité de Meckel, annotée, à ce point de vue, par le traducteur. Il est bien certain que les causes invoquées pour expliquer la présence du sinus chez certains Mammifères ne sauraient être admises ici pour les Sélaciens. Il a toujours paru évident que, chez ceux-ci, il résulte d'une coalescence des veines sus-hépatiques, mais le processus de

cette coalescence ne paraît avoir été connu que dans ces temps derniers.

Lafite-Dupont, qui a étudié récemment la formation des sinus veineux chez les Sélaciens, décrit, comme engendrant cette formation, trois processus différents. Il résume ainsi le troisième de ces processus, qu'il a observé pour les sinus hépatique et rénaux de la Torpille : « Si une série de veinules deviennent coalescentes et s'unissent par perte de substance dans les cloisons, le résultat final est la formation d'un champ vasculaire veineux avec tractus, comme dans l'angiome. C'est donc un processus général d'atrophie veineuse. » Dès lors, la disposition primitive de ceux des Sélaciens qui sont pourvus d'un sinus hépatique doit être d'avoir, à la place de ce sinus, un plexus formé de nombreuses veinules qui finissent par se confondre à la suite d'une destruction partielle de leurs parois. Or cette disposition primitive est encore réalisée chez un *Squalus* vivant actuellement : le *Lamna cornubica*, dont j'ai décrit plus haut (p. 12 et 83) le système sus-hépatique. On comprend fort bien que, dans un cas plus ou moins analogue (1) à celui du *Lamna*, il puisse se produire une coalescence des veines et veinules qui forment le système sus-hépatique, puis une destruction des cloisons coalescentes, ne laissant plus subsister finalement que quelques trabécules formant des vestiges de cloisons; en effet, un semblable processus s'observe, à titre pathologique, dans certains angiomes et a été vu par Lafite-Dupont chez les Sélaciens. Ce processus serait devenu normal chez certains de ceux-ci; fixé par l'hérédité, il aurait fini par y acquérir la valeur d'un caractère commun à diverses espèces, tandis que, chez d'autres espèces, dont il ne paraît plus exister actuellement qu'une seule (*Lamna cornubica*), la disposition primitive, un peu

(1) Je dis plus ou moins analogue, car il s'agit ici d'un *rete mirabile duplex*, intéressant des artères et des veines, tandis que la coalescence engendrant le sinus doit se produire dans un *rete mirabile simplex*, ne comprenant que des veines.

modifiée, a subsisté. L'opinion que je soutenais en 1897, à la suite de mon voyage à Sétubal (dans le rapport que je présentai à la Commission des subventions municipales de voyage attribuées aux laboratoires de l'École pratique des Hautes Études, et dans le *Bulletin du Muséum* de la même année), opinion d'après laquelle ce ne serait pas aux conditions de milieu actuelles qu'il faudrait demander la signification des variations du sinus sus-hépatique, se trouve ainsi vérifiée objectivement.

Il reste à expliquer pourquoi l'on n'observe rien de semblable à ces formations sus-hépatiques chez les Spinacités. Cette explication me paraît devoir être la suivante : la plupart de ces Spinacités vivent dans la zone abyssale, à laquelle ils ont emprunté un facies particulier, bien différent du facies de surface, et montrant qu'ils font partie intégrante de la faune de ces régions. Or, on sait que celle-ci est surtout une faune ancienne, résiduelle, restée dans les abysses depuis des époques géologiques fort éloignées de la nôtre, et que la physionomie archaïque de la faune s'accroît spécialement entre 400 et 2000 mètres ; c'est justement dans cette zone que vivent surtout les Squales de fond, et que s'exerçaient les pêches de Sétubal.

Il est donc naturel de s'attendre à trouver chez ceux-ci des caractères tout à fait primitifs ; l'absence de sinus hépatique en est un, puisqu'elle s'observe chez les Cyclostomes, qui sont inférieurs aux Sélaciens, et l'on sait, du reste, que le groupe des Cyclospindyles, auquel appartiennent les Spinacités, possède, d'une manière générale, une organisation inférieure à celle des autres Sélaciens. Parmi les Spinacités, certains, comme l'*Acanthias*, se sont adaptés à la vie de surface et conservent, dans cet habitat, un système sus-hépatique analogue à celui des Spinacités des grands fonds, ce qui n'a rien que de très naturel, puisque ce système n'est pas influencé par les conditions actuelles d'habitat, mais seulement par des faits embryologiques, évolutifs.

En résumé, l'appareil sus-hépatique des Sélaciens présente

trois types qui sont, en allant du type primitif à celui qui a le plus évolué : 1° le type simple, sans plexus ni sinus (Spinacidés); 2° le type à plexus (Lamna, et probablement beaucoup de types anciens à plexus plus ou moins semblables); 3° le type à sinus (réalisé chez la plupart des Séla-ciens actuels).

E. — Système dit chylifère superficiel.

Dans le repli mésentérique qui réunit l'œsophage et la portion initiale de l'estomac à la paroi dorsale de la cavité abdominale, chez les Squalés, se trouve un sinus qui passe le plus souvent inaperçu lorsqu'on ouvre l'animal ou lorsqu'on l'injecte d'après les procédés classiques. Ce réservoir, de même que les vaisseaux qui y aboutissent, est en effet généralement vide. Néanmoins, dans quelques cas, je l'ai trouvé plein de sang, et j'ai pu, en recourant aux procédés dits d'injection naturelle, le conserver en cet état et suivre facilement ses ramifications. C'est ce sinus qui a été assimilé par Fohmann à la citerne de Pecquet ou au canal thoracique, car il le voyait être l'aboutissant de ce qu'il considérait comme les chylifères. En effet, parmi les veines intestinales regardées par Meckel comme formant un réseau lymphatique superficiel, celles qui ne font pas partie du système porte hépatique se groupent, pour la plupart, en rameaux qui aboutissent finalement à ce sinus stomacal, soit en suivant l'intestin, soit par l'intermédiaire du mésentère.

Chez les Rajidés, qui offrent à ce point de vue une différenciation beaucoup plus grande que les Squalés, ce sinus est plus facile à mettre en évidence; en l'injectant, on arrive à remplir une foule de vaisseaux dont beaucoup sont manifestement veineux. On détermine aussi l'apparition, autour de certains trajets artérioso-veineux (1), d'un espace

(1) Ceci a lieu, par exemple, autour de l'artère et de la veine qui, sur la figure 9, descendent le long du tube pylorique, auquel elles sont attachées par un court repli mésentérique.

considéré comme lymphatique, et qui est réalisé par l'écartement, au niveau de ces trajets vasculaires, des deux lames du mésentère qui les enveloppe. Sur la nature exacte de ces espaces, je ne puis me prononcer; ils n'ont dans tous les cas rien de commun avec un appareil *chylifère*, au sens où l'on a l'habitude d'employer cette expression. Le sinus stomacal, dont je viens de parler, a été notamment figuré par Robin [6] dans son travail sur les Torpilles; il y fait aboutir le système péri-intestinal compliqué qu'il regarde comme lymphatique (je discuterai plus loin les motifs pour lesquels il le regarde comme tel).

L'*Acanthias vulgaris* m'a paru se prêter tout particulièrement à l'étude des connexions de ce système. Les rapports qu'il y contracte avec l'appareil génital sont, en effet, de nature à éclairer sur sa véritable signification.

Chez l'*Acanthias vulgaris*, comme chez tous les Squales, les testicules sont pairs, symétriques. Ils sont placés tout en haut de la cavité viscérale, au niveau du cardia. Contrairement à ce qui se passe chez d'autres Sélaciens, les ovaires sont également pairs, et occupent une situation analogue à celle que je viens d'attribuer aux testicules. A l'époque de la reproduction, ils forment deux masses bourrées d'ovules à divers états de développement, et dont la symétrie, par rapport au tube digestif, est des plus apparentes. En saisissant, pour étudier la vascularisation, l'époque de l'activité sexuelle, on voit les glandes génitales être le siège d'un afflux considérable de sang; si alors on plonge des sujets à cet état dans des réactifs propres à coaguler le sang *in situ*, on obtient des injections naturelles, moins faciles à disséquer que les injections artificielles colorées, mais qui, comparées à celles-ci, servent de point de repère à peu près infallible et les contrôlent efficacement. Pour pratiquer une injection artificielle du système où se produit cet afflux de sang, le meilleur moyen est d'employer une canule perforante comme celles des seringues à sérum; on introduit cette canule dans l'un des sinus que je décris ci-dessous, ou dans

l'une de leurs ramifications, et l'on peut alors injecter très

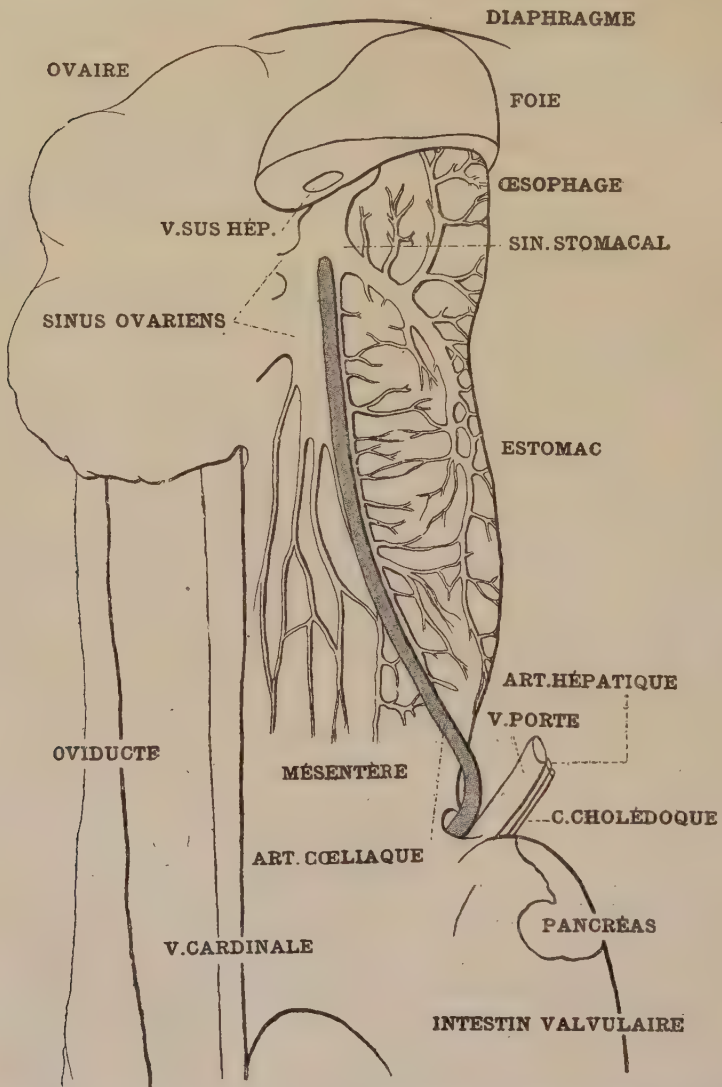


Fig. 18. — *Acanthias vulgaris*. Partie antérieure du tube digestif et régions adjacentes, avec le sinus stomacal et l'amorce des sinus ovariens. L'estomac et l'œsophage sont couverts du réseau pseudo-chylifère, dont quelques-unes des ramifications mésentériques ont été représentées.

facilement le système dit chylifère, en même temps qu'un système sanguin génital. En soutenant l'injection, et si elle

est assez pénétrante, on injecte quelques ramifications du système porte-hépatique, au moins en partie, et aussi, par l'intermédiaire des sinus cardinaux, le système veineux rachidien. Les masses aqueuses au bleu de Berlin, préconisées par P. Mayer, sont excellentes pour ces recherches.

En employant ces divers procédés, on voit, chez l'*Acanthias*, que la partie supérieure, dorsale, de l'œsophage et du cardia, est recouverte par un riche réseau vasculaire qui aboutit à trois sinus, confluent eux-mêmes en un autre plus vaste, commun à l'œsophage et aux ovaires. Le mésentère gastrique dorsal est en effet occupé par un sinus qui se ramifie latéralement sur les ovaires, pourvus eux-mêmes de vastes sinus ovariens qui communiquent largement avec le précédent; sur la partie dorsale de l'estomac, et sur le mésentère adjacent, celui-ci envoie des ramifications abondantes, s'anastomosant avec les capillaires des racines stomacales de la veine porte. Dans sa partie antérieure, ce sinus reçoit des branches importantes, symétriques, courant sur les faces latérales de l'œsophage et du cardia, et s'y résolvant en ramuscules anastomosés avec ceux du grand sinus dorsal. On peut donc, pour faciliter la description, dire qu'il y a ici trois sinus : un dorsal, le plus important, et deux latéraux, émettant tous trois des ramifications anastomosées et se réunissant par leur partie antérieure, où ils reçoivent le sang des sinus ovariens.

Dans cette même partie antérieure, ce système débouche dans les sinus cardinaux, moitié à droite, moitié à gauche, par de petits orifices dont les bords sont repliés, de manière à faire fonction de valvules, en permettant le cours du sang vers les sinus cardinaux, et en s'opposant au retour en sens contraire (1). C'est, du reste, ce processus valvulaire qui se rencontre au confluent des principaux troncs veineux des Sélaciens, pour empêcher le retour du sang vers les régions périphériques.

(1) Ceci explique pourquoi, dans une injection générale faite par les vaisseaux rachidiens, le système en question ne s'injecte pas.

On comprend ainsi que l'on puisse, en injectant ce système avec une masse suffisamment pénétrante, arriver à remplir, non seulement les vaisseaux superficiels de l'estomac, mais encore les racines de la veine porte, et au moins une partie du système veineux rachidien. Par l'intermédiaire des fins vaisseaux mésentériques dont l'amorce est représentée sur la figure 18, on arrive à remplir tous les vaisseaux mésentériques et péritonéaux, et notamment ceux de la séreuse du tube digestif tout entier, et de ses annexes. C'est ainsi que l'on obtient des préparations qui rappellent nettement les figures données par divers auteurs, et sur lesquelles on voit le tube digestif entièrement recouvert d'un lacis vasculaire, généralement en forme de mailles. C'est là, par exemple, le réseau lymphatique superficiel de l'intestin, distingué par Meckel, en opposition avec le réseau profond, dont je pense avoir établi suffisamment la nature veineuse chez la Lamproie, où il est analogue à celui des Squalés et des Raies.

Les injections au mercure embellissent encore l'aspect de ces préparations, en augmentant la largeur des vaisseaux, et en donnant malheureusement lieu à des extravasa qui augmentent artificiellement la richesse de ces plexus. La tendance du mercure à se réunir en globules donne même aux vaisseaux un aspect bosselé, analogue à celui que l'on observe sur les lymphatiques pourvus de valvules des Vertébrés supérieurs (1). Cet aspect a dû contribuer à faire entrer dans l'esprit des premiers observateurs l'idée qu'ils avaient affaire à des lymphatiques. Enfin, dans sa partie tout à fait antérieure, l'œsophage est généralement entouré d'un plexus artérioso-veineux qui est en rapport, à la fois avec le système que je viens de décrire, et avec les ramifications des vaisseaux issus du système porte et du tronc cœliaque, qui se trouvent dans cette partie du tube digestif.

Les autres Sélaciens présentent des dispositions fonda-

(1) Cette apparence noduleuse est normale dans la partie principale du sinus stomacal, au moins chez certaines espèces (*Acanthias...*).

mentalement identiques à celles-ci, et n'en différant que par quelques détails relatifs surtout à leurs connexions.

Ceci établi, pourquoi considérer ce système comme *chylifère*? Cette question se pose surtout au sujet des travaux de Robin, qui a étudié la vascularisation des Sélaciens avec une compétence indéniable, et avec une impartialité dont il fit preuve en n'hésitant pas à revenir sur sa première opinion, qui lui faisait reconnaître comme lymphatique un système veineux superficiel. Déjà mis en éveil par cette dernière circonstance, Robin a-t-il pu ne pas reconnaître la véritable nature des vaisseaux dont je parle? Il convient d'examiner les considérants sur lesquels il a pu se baser pour se maintenir définitivement et exclusivement un système lymphatique profond, et en particulier un système *chylifère*.

Un premier fait a contribué à lui faire considérer comme tel ce dernier système: c'est la constatation qu'il y fit, au moins dans certaines circonstances, de la présence d'un liquide qu'il regarde comme étant de la lymphe. D'autre part, l'emploi d'injections mercurielles, par suite des accidents qui en sont inséparables, lui faisait considérer ce système comme plus étendu qu'il ne l'est en réalité, et communiquant avec les lacunes de la sous-muqueuse intestinale et valvulaire; il était naturel de considérer ces lacunes (et par suite ce qui paraissait être leurs aboutissants), comme lymphatiques, à cette époque où leurs relations avec le système des vaisseaux intra-intestinaux n'étaient pas connues, et où l'on n'avait même, sur ce dernier système, que quelques rares observations, extrêmement incomplètes, tendant à le faire considérer comme aberrant.

En ce qui concerne le contenu des vaisseaux en question, nous pouvons juger actuellement avec des éléments d'information que Robin possédait incomplètement, et que l'on doit surtout à P. Mayer [2]. On sait maintenant que ce contenu est éminemment variable dans un grand nombre de vaisseaux, chez les Sélaciens, et ne saurait constituer

un critérium satisfaisant; tantôt il est nettement composé de sang; tantôt il est réduit à l'état de ce que P. Mayer appelle un *sang dilué* (1), et enfin, dans certains cas, ce dernier auteur a même vu les veines superficielles (2) de l'un des côtés charrier du sang rouge, tandis que celles de l'autre côté renfermaient un liquide pâle (3). Dans le système pseudo-chylifère, surtout près de son débouché dans les sinus de Monro, j'ai vu moi-même parfois une grande quantité de *sang*, par exemple chez l'*Acanthias* ♀ à l'état d'activité sexuelle, où le sinus stomacal reçoit même le sang des sinus veineux ovariens, ce qui achève de rendre évident son caractère de cavité *sanguine*. En d'autres termes, et en résumé, on peut dire qu'un grand nombre de vaisseaux superficiels ou profonds, chez les Sélaciens, renferment un sang dont la teneur relative en globules rouges varie au point de provoquer des différences de coloration considérables, allant du rouge au blanc. Si ce fait n'existait que pour les vaisseaux profonds, en rapport avec l'intestin, on pourrait être porté à leur attribuer, ou plutôt à leur conserver, le rôle de *chylifères* qui leur a été assigné, car on pourrait voir dans ce changement de coloration le résultat d'un afflux de chyle provenant du chyme intestinal; mais cette cause ne saurait être invoquée pour expliquer l'effet identique qui se produit dans les veines superficielles.

Il me paraît plus conforme aux faits, et aux données anatomiques, d'attribuer aux lacunes *veineuses* qui dépendent des veines intestinales le rôle que l'on attribue, dans les phénomènes d'absorption, aux *chylifères* des Vertébrés supérieurs; leur disposition parle nettement dans ce sens; c'est là du reste une notion que l'histologie va confirmer.

(1) « *Sie sind aber dabei prall mit einer Flüssigkeit gefüllt, die ich zunächst nur als verdünntes Blut bezeichnen will.* » (Loc. cit., p. 366.) Ce passage a trait aux veines superficielles du corps, dont le contenu est variable comme celui des pseudo-chylifères; c'est du reste ce qui les a fait considérer pendant longtemps comme étant lymphatiques.

(2) Unanimement reconnues aujourd'hui comme sanguines.

(3) Le travail de P. Mayer [2] renferme un très grand nombre de détails variés sur ce sujet.

De véritables chylifères n'existent donc pas ici ; nous voyons en revanche ce qui les remplace. Et quant aux variations que l'on observe dans le contenu de certains vaisseaux superficiels ou profonds des Sélaciens, est-il étonnant de constater des faits de ce genre chez des êtres aussi différents des Vertébrés supérieurs, et chez lesquels les recherches de Schœnlein et Willem paraissent même montrer que le cours du sang n'a rien de bien nettement défini, au moins dans certains vaisseaux ?

II. — HISTOLOGIE

L'étude histologique des principaux troncs artériels et veineux, mis au service de la vascularisation intestinale, présente d'intéressantes particularités. Je ne reviendrai pas sur la question des sphincters vasculaires, au sujet desquels je ne saurais que répéter ce que dit P. Mayer ; je ne leur ai pas reconnu l'abondance et la généralité que leur attribue Sappey. Je m'attacherai en revanche à étudier la vascularisation de l'intestin valvulaire, qui présente un intérêt tout spécial, et suggère d'intéressantes comparaisons avec ce qui se passe chez les Cyclostomes.

Nous savons que l'intestin valvulaire est desservi, au maximum de complication, par trois systèmes principaux de vaisseaux artériels et veineux : un système intra-intestinal, un système intestinal-dorsal, et un système intestinal-ventral ; ce dernier est le moins constant des trois, il peut manquer ou être très notablement réduit. En général, chacun de ces systèmes est formé d'une artère courant entre deux branches veineuses qui lui sont accolées.

Le système intestinal-dorsal, et le système ventral lorsqu'il existe, sont fondamentalement identiques, surtout au point de vue histologique. La figure 19 représente une coupe pratiquée dans la paroi de l'intestin valvulaire de l'*Acanthias vulgaris*, au niveau de la partie postérieure des vaisseaux dorso-intestinaux. On y voit l'artère cheminant

entre les deux branches de la veine; l'une de ces dernières a un diamètre beaucoup plus considérable que l'autre. Ces vaisseaux sont inclus dans l'épaisseur de la tunique musculaire elle-même de l'intestin, entre la couche externe à fibres longitudinales, et la couche interne, à fibres annulaires ou spiroïdes. Entre la couche longitudinale et les vaisseaux, par conséquent du côté externe de ceux-ci, se trouvent quelques prolongements de la couche transversale, sous forme de fibres irrégulières, parfois discontinues, qui

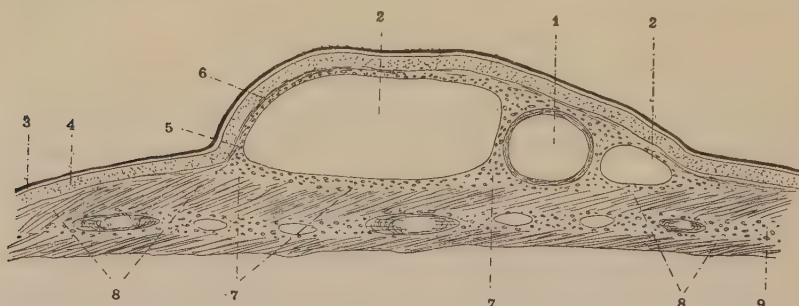


Fig. 19. — *Acanthias vulgaris*. Coupe dans la paroi de l'intestin valvulaire, intéressant les vaisseaux dorso-intestinaux. La muqueuse digestive n'est pas représentée. 1, artère intestinale-dorsale; 2, veine intestinale-dorsale; 3, épithélium péritonéal; 4, tunique musculaire longitudinale; 5, tissu conjonctif; 6, fibres musculaires transversales; 7, tissu conjonctif périvasculaire; 8, fibres musculaires transversales ou spiroïdes; 9, couche de tissu à artérioles, veinules et lacunes veineuses.

forment un mince revêtement externe à l'ensemble des vaisseaux. Ces prolongements étant peu importants, on peut admettre que les vaisseaux courent entre les deux tuniques musculaires. Celles-ci s'écartent l'une de l'autre pour leur livrer passage, en ménageant ainsi un espace dont les cavités sont comblées par un tissu conjonctif à noyaux abondants. Ce tissu conjonctif forme ainsi des zones périvasculaires et intervasculaires, assez irrégulières.

Sur une coupe assez épaisse, on peut voir s'enfoncer dans les parois intestinales, de part et d'autre du paquet vasculaire, des artérioles et veinules qui prennent ici un caractère identique à celui de leurs homologues chez la Lamproie. Les artérioles sont à deux couches musculaires :

une couche longitudinale et une couche annulaire, tandis que l'artère intestinale (dorsale ou ventrale) n'en a qu'une seule. Celle-ci a des parois peu épaisses, formées d'une seule couche musculaire à fibres annulaires, longues, qui rappellent celles des capillaires des Mammifères, bien qu'ici ce soit une véritable artère. Elle est dépourvue de limitante interne; sa surface interne est tapissée d'un endothélium aplati, formant sur les coupes une couche régulièrement circulaire. Sa gaine conjonctive est bien développée, sauf en certains endroits où la paroi musculaire de l'artère paraît tangente à la couche musculaire transversale de l'intestin.

Les veines n'offrent ici rien de particulier; elles se présentent comme des cavités creusées dans le tissu conjonctif qui remplit le vide causé par l'écartement des deux tuniques musculaires de l'intestin; au niveau du trajet des vaisseaux, les éléments du tissu conjonctif s'orientent, s'alignent, autour de la cavité de la veine, d'une manière analogue à celle que j'ai décrite et figurée chez la Lamproie. Ce tissu conjonctif périvasculaire ou intervasculaire renferme des fibres élastiques dont certains prolongements vont se perdre dans les parois de l'artère et dans les éléments alignés autour des veines. Ces fibres élastiques des parois vasculaires ne leur sont donc pas propres, comme celle de l'artère intra-intestinale de la Lamproie; ce ne sont que des prolongements de fibres élastiques du tissu conjonctif ambiant.

Les vaisseaux dorso-intestinaux ou ventro-intestinaux émettent des branches qui cerclent assez régulièrement l'intestin. La figure III de la planche jointe à ce travail représente une section des parois intestinales faite au niveau de l'un de ces cercles chez une *Raja clavata*. Ceux-ci traçant la ligne d'insertion de la valvule, une partie de cette valvule est intéressée par la coupe. On remarque, tant dans la valvule que dans les parois intestinales, mais surtout dans la première, un tissu caverneux ou sous-muqueux analogue à

celui de la Lamproie. Ce tissu, caractérisé par ses lacunes, ne peut être bien étudié que sur des pièces assez finement injectées pour que ces lacunes soient remplies; elles pourraient sans cela passer inaperçues ou paraître moins abondantes et moins larges. Chez tous les Sélaciens, cette sous-muqueuse n'est pas également développée, mais elle paraît toujours exister. Dans l'exemple que j'ai choisi, il est très facile de la mettre en évidence.

Les vaisseaux sont ici bien plus profondément logés que dans l'exemple précédent, relatif aux vaisseaux dorso-intestinaux eux-mêmes, et non à leurs ramifications; ils sont enfoncés dans la sous-muqueuse et, extérieurement, c'est-à-dire du côté de la tunique musculaire intestinale, une couche de tissu conjonctif émané de cette sous-muqueuse les sépare de la tunique musculaire. L'artère est encore pourvue d'une couche musculaire unique, à fibres transversales, doublée d'une épaisse couche conjonctive. Les veines et leurs ramifications (lacunes) ont également encore la valeur morphologique de cavités creusées dans le tissu conjonctif. Ces cavités sont tapissées d'un *endothélium* qui est leur élément essentiel, et autour duquel s'alignent circulairement les éléments conjonctifs. Les dernières ramifications veineuses sont des lacunes, moins régulières que les veines, mais toujours tapissées d'un endothélium que le nitrate d'argent met facilement en évidence. Sur une préparation traitée par la liqueur de Van Gieson, on voit le tissu conjonctif, coloré en rouge, s'aligner en un cercle épais, assez régulier, autour des veines, tandis que l'alignement est beaucoup moins régulier et beaucoup moins évident autour des lacunes. L'injection pénètre librement de celles-là dans celles-ci. Il est rare que sur une coupe, faite au hasard, on ne puisse se rendre compte de cette communication. *La nature veineuse des lacunes est indiscutable.*

Il reste à étudier les vaisseaux intra-intestinaux, qui intéressent tout particulièrement la valvule. Sur une coupe transversale de celle-ci (Pl., fig. IV), on voit tout d'abord une

couche extérieure (c'est la muqueuse proprement dite) tapissant une couche interne, qui est la sous-muqueuse. Les tuniques musculaires ne prennent aucune part à la formation de la valvule, fait connu depuis Cl. Perrault, et surtout depuis Leydig. Les seuls éléments musculaires que l'on y rencontre, sont ceux d'une *muscularis mucosæ*. Au bord marginal de la valvule, dans la sous-muqueuse, se trouvent les vaisseaux intra-intestinaux, prolongements directs de ceux que j'ai figurés ci-dessus chez divers Sélaciens, et dont l'existence est générale chez les Plagiostomes.

Ici encore nous voyons une artère accompagnée de deux veines satellites. Tout autour de ces vaisseaux, comme dans toute la sous-muqueuse, sont creusées des cavités ou lacunes veineuses, tapissées d'un endothélium qui m'a paru avoir les caractères spéciaux que j'ai décrits dans l'endothélium de la veine intra-intestinale de la Lamproie (p. 52) et que je figure chez une *Raja mosaica*.



Fig. 20. — *Raja mosaica*. Endothélium de la veine intra-intestinale.

L'artère présente un endothélium aplati, doublé d'une couche musculaire à fibres annulaires et d'une adventice conjonctive. Entre celle-ci et la tunique musculaire, se trouve une couche continue de fibres élastiques, entremêlées de tissu conjonctif. On remarque encore une *intima* élastique très nette, plissée sur les coupes.

Autour de la veine intra-intestinale on peut distinguer, sur certaines coupes, les couches suivantes, en partant de l'endothélium : 1° tissu conjonctif aligné, avec quelques fibres musculaires ; 2° tissu conjonctif avec fibres musculaires prédominantes ; 3° couche établissant un passage insensible avec le tissu ambiant. L'orcéine met en évidence des fibres élastiques entre ces éléments musculaires. D'autres préparations ne m'ont pas présenté ces derniers éléments. S'agit-il dans le premier cas de coupes intéressantes des

sphincters? Des coupes longitudinales ne m'ont pas permis de mettre ceux-ci nettement en évidence.

Toutes ces particularités se retrouvent chez les autres Sélaciens, mais avec quelques variantes. Généralement, chez les Squales, la sous-muqueuse est moins développée que chez les Raies. Cette sorte de tissu caverneux réalisé par la sous-muqueuse y est moins abondante.

Si l'on examine, par exemple, chez un *Galeus canis* les régions que je viens de décrire chez la Raie, on leur trouve une disposition fondamentalement identique. Les veines et les lacunes sont identiques à celles de la Raie. L'artère intra-intestinale m'y a présenté une disposition que j'ai retrouvée parfois ailleurs (*Chimera monstrosa*, par exemple). Sa tunique musculaire est tapissée d'une *intima* élastique, formant de petits replis, mais dont l'ensemble est circulaire et concentrique à la couche musculaire. Du côté de la lumière du vaisseau, cette *intima* est doublée d'une couche de fibres conjonctives, avec quelques fibres musculaires formant une assise dont le bord interne, tapissé par l'endothélium artériel, est plissé comme l'*intima* elle-même, mais dont les plis ont une amplitude beaucoup plus grande. Cette disposition évoque l'idée d'une rétraction, ayant seulement intéressé une couche, interne par rapport à l'*intima*, ou ayant plissé cette couche et l'*intima* d'une manière en quelque sorte discordante. Cette disposition n'est pas très rare, mais elle est loin d'être constante; peut-être est-elle pathologique.

Une autre disposition, beaucoup plus intéressante, m'a été présentée par les troncs artériels qui traversent la cavité abdominale pour se rendre à l'intestin. Leur paroi est creusée de *vasa vasorum* exceptionnellement abondants, et entremêlés de faisceaux musculaires d'un aspect tout particulier. Leydig, qui a cru reconnaître, autour de certains trajets vasculaires, une gaine lymphatique, paraît avoir fait rentrer dans ce cas la disposition dont je parle.

Soit, par exemple, une coupe pratiquée dans le tronc

cœliaque de l'*Acanthias vulgaris*. Si cette coupe a été faite sur l'artère non injectée, fixée à l'état naturel (et par conséquent rétractée), on observe une paroi musculaire extrêmement épaisse, dont la texture, surtout au premier abord, paraît assez difficilement compréhensible. Mais si, au contraire, on pratique une coupe dans le tronc cœliaque d'un sujet finement et complètement injecté, on voit apparaître des particularités qui font comprendre cette texture.

Ce sont ces particularités que la figure 21 met en évidence.

L'injection de la cavité du vaisseau a empêché la rétraction complète de sa paroi, qui se trouve développée. Celle-ci est composée, de l'intérieur à l'extérieur : 1° de l'endothélium artériel normal ; 2° d'une tunique musculaire à fibres annulaires ; 3° d'une couche conjonctive à fibres élastiques ; 4° d'une couche à *vasa*, très particulière, sur laquelle je reviendrai en détail ; 5° de fibres musculaires mal ordonnancées ; 6° d'une couche conjonctive ; 7° de l'épithélium péritonéal. Il ne paraît pas y avoir de limitante interne.

Le tissu à *vasa* est sillonné par de nombreuses petites veinules, entre lesquelles sont inclus des paquets musculaires à fibres longitudinales serpentiformes, très individualisés. Les *vasa* ont une enveloppe conjonctive, d'autant

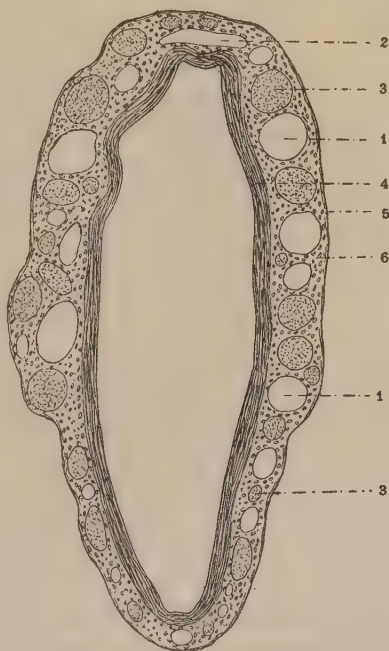


Fig. 21. — *Acanthias vulgaris*. Coupe du tronc cœliaque. 1-1, *vasa vasorum*; 2, *vasa vasorum* coupé en biais; 3-3, faisceaux musculaires; 4, tunique musculaire de l'artère; 5, épithélium péritonéal; 6, tissu conjonctif.

plus développée qu'ils sont plus gros; ce tissu conjonctif existe également entre les faisceaux musculaires; il est entremêlé de fibres élastiques. Des coupes transversales et longitudinales, et l'observation de la paroi vasculaire étalée, sont

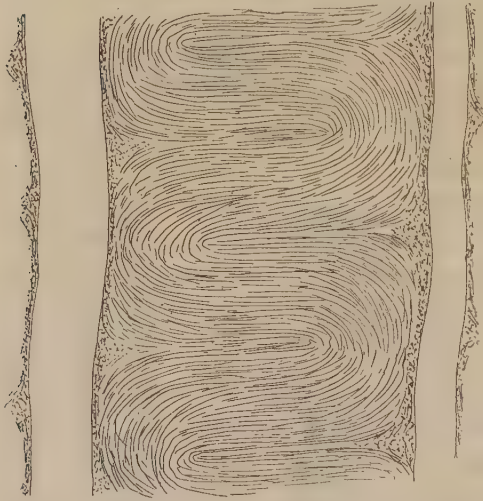


Fig. 22. — *Acanthias vulgaris*. Tronc coeliaque. Portion de paroi, étalée, montrant un faisceau musculaire à fibres serpentiformes, entre deux vasa endigués dans du tissu conjonctif.

nécessaires pour se rendre un compte exact des rapports réciproques et de la forme de chacune de ces parties.

La figure 22 représente une région de cette paroi étalée; on y voit l'un des faisceaux musculaires, à fibres serpentiformes, dont je viens de parler; à droite et à gauche de ce faisceau sont des vasa endigués dans le tissu conjonctif.

De toute cette structure, deux faits surtout sont à retenir: d'abord l'abondance des vasa, et ensuite la disposition très spéciale des fibres musculaires du tissu à vasa.

Le tronc de l'artère intestinale-dorsale de l'*Acanthias*, figuré plus haut (fig. 7), est également pourvu d'un tissu à vasa, et l'origine de ceux-ci aux dépens de la veine intestinale-dorsale y est très évidente. Cette disposition paraît assez générale.

Elle peut contribuer à faire comprendre la formation des gaines beaucoup plus vastes qui entourent certains trajets vasculaires, comme ceux que j'ai figurés chez la Raie (fig. 9) le long de l'estomac et du tube pylorique, car si les faisceaux musculaires de la figure 21 venaient à disparaître ou à se réduire en donnant lieu à une confluence

des *vasa*, on aurait une disposition semblable à celle de ces gaines. Néanmoins, je me garderai d'établir aucune assimilation fonctionnelle entre celles-ci et le tissu à *vasa*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES AUX SÉLACIENS.

En résumé, comme pour les Cyclostomes, je dirai que la vascularisation profonde, intime, du tube digestif, et en particulier de l'intestin valvulaire, est assurée par deux ordres de vaisseaux : artères et veines ; rien n'autorisant à dire qu'il y ait ici un système *chylifère* indépendant, et tout faisant admettre au contraire que les seules voies absorbantes mises en évidence par l'anatomie sont purement veineuses.

Enfin les profondeurs différentes auxquelles vivent les Sélaciens n'influencent pas leur système vasculaire intestinal, et les variations de leur appareil sus-hépatique ne sont en rapport qu'avec des faits évolutifs. Dans l'appréciation de ces faits évolutifs, on se heurte à la discontinuité que présentent les formes actuellement vivantes. Certains chaînons manquent entre les formes extrêmes, réalisées, d'une part, chez les espèces à sinus hépatique bien développé, et, d'autre part, chez celles qui sont totalement dépourvues de ce sinus ; mais, en se basant à la fois sur l'observation des espèces actuelles et sur l'étude des processus par lesquels se forment les sinus, on arrive à reconstituer la chaîne qui réunit ces formes extrêmes.

En comparant l'*unité* que présentent ici les voies absorbantes, à la *dualité* réalisée par les veines et les chylières des Vertébrés supérieurs, on ne saurait s'empêcher de songer à la Loi de la division du travail, et de trouver ainsi une nouvelle application du célèbre principe de Henri Milne-Edwards. En effet, d'après cette Loi, il est permis de s'attendre à trouver, chez des Vertébrés aussi primitifs que le sont les Cyclostomes, des dispositions simples dont la complication progressive, en rapport avec la division du

travail physiologique qui apparaît peu à peu, doit conduire graduellement aux dispositions compliquées des Vertébrés supérieurs. Ce n'est que l'étude de ces dispositions simples que je me suis efforcé de faire dans ce modeste travail.

Chez les Cyclostomes, nous les trouvons réduites à un plan en quelque sorte schématique : les veines qui ramènent dans la circulation générale les matériaux usés ayant servi à la nutrition de l'intestin, y amènent aussi les éléments nutritifs élaborés par les ferments digestifs, et la disposition de ces veines est des plus simples. Un seul appareil organique sert ainsi à deux fins; sa structure est en rapport avec ce double effet (1).

Chez les Sélaciens, le rôle de l'appareil veineux intestinal reste le même que chez les Cyclostomes, mais le groupement des veines y subit une complication en rapport avec celle du tube digestif lui-même.

Enfin, chez les Vertébrés supérieurs, on sait que l'extrême complication du tube intestinal s'accompagne d'une complication équivalente de l'appareil absorbant; les veines y conservent *pro parte* un rôle d'absorption, mais un système chylifère apparaît et s'adapte spécialement à ce rôle. Une différenciation morphologique entre les veines et les chylifères est nettement ici en rapport avec une division du travail physiologique de l'absorption. Je n'ai pas abordé l'étude de cette différenciation, et les présentes recherches s'efforcent seulement d'éclairer l'entrée du long chemin que l'Anatomie et l'Histologie comparées offrent à parcourir dans ce sens. Je m'estimerais heureux si j'avais pu réussir à marquer, dans cette voie, une étape, si courte qu'elle puisse être.

(1) Tissu vacuolaire de la sous-muqueuse.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les ouvrages dont l'indication est suivie d'un astérisque (*) sont ceux qui n'ont pas été consultés dans le texte même. Parmi les travaux cités, certains ne se rapportent pas directement au sujet, mais sont de nature à éclairer diverses questions soulevées au cours de ces recherches.

- L. AGASSIZ et C. VOGT, *Anatomie des Salmonés*. Mém. Soc. Sc. nat. Neuchâtel, t. III, 1845.
- S. ALFEROW, *Nouveaux procédés pour les imprégnations à l'argent*. Arch. de Phys., 1874.
- B. ANGER, *Les chylofères. Notice sur les préparations présentées*. Paris, 1878.
- J. ARNOLD [1], *Ueber die Beziehung der Blut und Lymphgefäße zu den Saftkanälchen*. Virchow's Archiv, 1874, t. LXII*.
- [2], *Ueber des Verhalten der Wandungen der Blutgefäße bei der Emigration weisser Blutkörper*. Virchow's Archiv, 1875*.
- [3], *Ueber diapedesis*. Virchow's Archiv, vol. LXVIII*.
- G. ASELIUS, *De lactibus, seu lacteis venis, quarto vasorum mesaraicorum genere novo invento*. Basilæ, 1628.
- BAER, *Bau und Physiologie der Fische*. Leipzig, 1787*.
- BALFOUR, *A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes*. London, 1878. — Works of Francis Maitland Balfour, 4 vol. Mem. édit., edited by M. Foster and Adam Sedgwick. London, 1885.
- TH. BARTHOLIN [1], *Vasa lymphatica nuper Hafniæ in Animalibus inventa*. Bibliothèque anatomique de Manget, t. II*.
- [2], *Opuscula nova anatomia de lacteis thoracicis et lymphaticis vasis*. Francofurti, 1660.
- [3], *Historiarum anatomicarum rariorum*, 3 vol., 1661, suivi de *Mantissa anatomica ad Th. Bartholinum Johanni Rhodii Hafniæ*.
- AD. BARTH, *De rete mirabilibus*. Dissert. inaug. Berlin, 1837.
- S. BASCH [1], *Das Zotten parenchym und die ersten Chyluswege*. Wien. Sitzungsber. math. naturw. Kl., Bd LI, 1865*.
- [2], *Die ersten Chyluswege und die Fettresorption*. Wien. Sitzungsber. math. naturw. Kl., Bd LXII, 1870*.
- [3], *Bemerkungen über die « Beiträge zur Fettresorption und histologischen structur der Dunndarmzotten » von prof. Ludwig v. Thanhoff*. Pflüger's Archiv für Physiol., Bd IX, 1874.
- BENJAMINS, *Geschiedenis van de Histologie der villi intestinales*. Academisch. Proefschrift, 1875*.
- O. BENOIT, *Contribution à l'étude de la muqueuse intestinale. Remarques sur les villosités*. Paris, 1891.

- BERGMANN und LEUCHART, *Vergleichende Anatomie und Physiologie*. Stuttgart, 1852.
- A. BERLADSKY, *Étude histologique sur la structure des artères*. Paris, 1878.
- DE BLAINVILLE [1], *Mémoire sur le Squalé Pélerin*. Ann. du Mus. d'Hist. nat. de Paris, t. XVIII, 1811.
- [2], *De l'organisation des animaux*. Paris, 1822.
- R. BLANCHARD [1], *Recherches sur la structure et le développement de la glande superanale (digitiforme) des Poissons cartilagineux*. Journ. Anat. et Physiol., t. XIV, 1878.
- [2], *Sur les fonctions de la glande digitiforme ou superanale des Plagiostomes*. C. R. Acad. des Sc. de Paris, t. XCV, 1882, et Bull. Soc. Zool. France, t. VII, 1882.
- E.-V. BOAS, *Nombreux mémoires sur le système vasculaire des Poissons, des Dipnoïques et des Amphibiens*. In Morphol. Jahrbuch [1], t. VI, 1880; [2], t. VII, 1881; [3], t. VIII, 1882.
- BORN, *Sur la Lamproie*. Ann. Sc. nat. Zool., t. XIII, 1828.
- A. BRACHET, *Sur le développement du foie et sur le pancréas de l'Ammocète*. Anat. anz., 1897.
- EM. BRAND, *Die chylusresorption in der Dünndarmschleimhaut*. Biolog. Centralbl., Bd IV, 1884.
- BRANDES, *Spiraldarm von Lamna cornubica*. Zeitschr. f. naturwisch., Bd LXVI, 1893.
- W. BRINTON, *Stomach and intestine*. Todd's Cyclop., vol. V, t. supp. London, 1859.
- T. BRÜCKE, *Ueber die Chylusgefäße und die Resorption der Chylus*. Denkschriften d. Wien. Akad. d. Wiss. math. naturw. Kl., Bd VI, 1854.
- G. DE BRUYNE [1], *De la présence de tissu réticulé dans la tunique musculaire de l'intestin*. Travail du Laboratoire d'Histologie normale de Gand (C. R. Acad. Sc. Paris, t. CXIII, 1891).
- [2], *De la phagocytose et de l'absorption de la graisse dans l'intestin*. Ann. Soc. de méd. de Gand, vol. LXX, 1891.
- CADIAT, *Étude sur les lymphatiques de l'intestin*. Gaz. méd. Paris, 1880.
- CAJETAN, *Ein Beitrag zur Lehre von der anatomie und physiologisch der Tractus intestinalis d. Fische*. Inaug. dissert. Bonn, 1883.
- CARUS, *Traité d'anatomie comparée*, traduction Jourdan. Paris, 1835.
- CARUS et OTTO, *Tabulæ anatomian comparatam illustrantes*. Leipzig, 1828-53.
- G. CATTANEO [1], *Struttura e sviluppo dell'intestino dei pesci. Comunicazione preventiva*. Boll. scientifico. Pavia, 1886*.
- [2], *Istologia e sviluppo del tubo digerente dei Pesci*. Atti della Soc. ital. d. Sc. nat. Milano, t. XXIX, 1886.
- CHAPUT, *Anatomie des villosités intestinales*. Bull. Soc. anatom. Paris, t. V, 5^e série, 1891.
- J. CHATIN, *Organes de nutrition et de reproduction chez les Vertébrés*. Paris, 1894.
- A. CLAYPOLE, *The enteron of the Cayuga Lake Lamprey*. Proc. of the American microsc. Soc., vol. XVI, 1896*.
- J.-E. CLAYPOLE, *The comparative histology of the digestive Tract*. Trans Amer. microsc. Soc., vol. XIX, 1898.
- CUVIER, *Leçons d'anatomie comparée*. Paris, 1835.
- CUVIER et VALENCIENNES, *Histoire naturelle des Poissons*. Paris, 1828.
- CZAPLINSKI, STANISLAUS und ALEX. ROSNER, *Ueber die Wege, auf welchen Fette und Seifen aus den Darmen in die allgemeine cirkulation gelangen*. Krakau,

1888. Denkschriften der Math. naturw. Kl. d. Krakauer Akad. der Wiss., Bd XVI *.
- M. DAVIDOFF [1], *Ueber das Epithel des Darmes und seine Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe*. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in Munchen, Bd. II, 1886.
- [2], *Untersuchungen ueber die Beziehung des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe*. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd XXIX, 1887.
- FR. DECKER, *Zur Physiol. des Fischdarmes*. Fetschr. f. A. v. Kölliker zur feier seines 70 Geburtstages. Leipzig, 1887.
- P. DEFORS, *Étude anatomo-physiologique sur les vaisseaux sanguins de l'intestin grêle*. Paris, 1874.
- B. DEZSÖ, *A rovarok vérkeringési rendszere és vérkeringésirol koloszvári or vöstermészettud érseito*, 1877 *.
- J. DOLLINGER, *De vasis sanguiferis quæ villis intestinorum tenuum hominis brutorumque insunt*. Heusing Teitsch., Bd II, 1828. Monachii *.
- DONDERS, *Über die Aufsangung von Fett in dem Darmkanal*. Moleschotts Untersuchungen zur naturlehre des Menschen und der Thiere, Bd II, 1857 *.
- DUMÉRIL, *Histoire naturelle des Poissons*. Paris, 1865.
- DUVERNOY, *Sur quelques particularités du système sanguin abdominal et du canal alimentaire de plusieurs Poissons cartilagineux* (1833). Ann. Sc. nat. Zool., vol. III, 1835.
- L. EDINGER, *Ueber die Schleimhaut des Fischdarmes, nebst Bemerkungen zur Phylogense der Drüsen des Darmrohres*. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd XIII, 1877.
- T. EIMER [1], *Zur Fettresorption und für Entstehung der Schleim- und Eiterkörperchen*. Archiv f. Pathol. Anat. und Physiol., Bd XXXVIII, 1866 *.
- [2], *Die Wege des Fetts in der Darmschleimhaut bei seiner Resorption*. Arch. f. Pathol. Anat. und Physiol., Bd XLVII, 1869 *.
- ENT, *Mantissa anatomica ad piscium cartilag. planor. classem spectans*. Gualt. Charleton. Exercitationes. Oxford, 1677.
- L.-C. ERDMANN, *Beobachtungen über die Resorptionswege in der Schleimhaut der Dunndarms*. Inaug. dissert. Dorpat. 1867.
- FR. ERNST, *Über die Anordnung der Blutgefasse in den Darmhauuten*. Inaug. dissert. Zurich, 1851 *.
- D.-F. ESCHRICHT, *Ueber die Wundernetze am Darmkanal des Squalus vulpes L.* Abhandl. d. Berlin. Akad. d. Wissensch., 1833.
- ESCHRICHT et MÜLLER, *Ueber die arteriosen und venösen Wundernetze an der Leber und einen merkwürdigen Bau dieses organes beim Thunfische*. Abhandl. d. Berlin. Akad. de Wissensch., 1835. Voy. aussi le supplément publié par Müller, même recueil, même année.
- W. EYSOLDT, *Ein Beitrag zur Frage der Fettresorption*. Inaug. dissert. Kiel, 1885 *.
- M. FLESCHE, *Ueber Beziehungen zwischen Lymphfollikeln und sezernierenden Drüsen im Oesophagus*. Anat. anz., 1888.
- V. FOHMANN [1], *Anatomische untersuchungen ueber die Verbindung der Saugadern mit den Venen. Mit einer vorrede von Fr. Tiedemann*. Heidelberg, 1821.
- [2], *Das Saugadersystem der Wirbelthiere*. Heidelberg, 1827.
- [3], *Mémoires sur les communications des vaisseaux lymphatiques avec les veines, et sur les vaisseaux absorbants du placent et du cordon ombilical*. Liège, 1833.

- V. FOHMANN [4], *Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques de la peau, des membranes muqueuses, séreuses, des tissus nerveux et musculaire*. Liège, 1833.
- A. FORTUNATOW, *Ueber die Fettresorption und histologische struktur der Dunndarmzotten*. Archiv f. Gesammte Physiol., Bd XIV, 1877.
- H. FREY, *Ueber die Chylusgefasse der Dunndarmschleimhaut*. Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd XIII, 1863.
- E. FRIES, *Ueber die Fettresorption und die Entstehung der Becherzellen*. Archiv Pathol. Anat. und Physiol., Bd XL, 1867*.
- FUNKE, *Beitrage zur Physiol. der Verdauung*. I. Die Resorptionswege des Fettes. Zeitschr. f. Wissensch. Zool., Bd VI, 1855. — II. Durchgang des Fettes durch das Darmepithel. Zeitschr. f. Wissensch. Zool., Bd VII, 1856.
- GEGENBAUR [1], *Traité d'anatomie comparée* (trad. franç.). Paris, 1874.
- [2], *Bemerkungen ueber den Vorderdarm niederer Wirbelthiere*. Morphol. Jahrb., Bd IV, 1878.
- GOODE, BROWN and BEAN, *Oceanic Ichthology*. Washington, 1895.
- GRUBY et DELAFOND, *Résultats des recherches faites sur l'anatomie et les fonctions des villosités intestinales, l'absorption, la préparation et la composition organique du chyle dans les animaux*. C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XVI, 1843.
- A. GRUENHAGEN [1], *Ueber Fettresorption und Darmepithel*. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd XXIX, 1887.
- [2], *Ueber Fettresorption im Darne*. Anat. anz., 1887.
- A. GRUENHAGEN und KROHN, *Ueber Fettresorption im Darm*. Pfluger's Archiv f. d. Gesammte Physiol., Bd XLIV, 1889.
- N. GUILLOT, *Système veineux des Raies*. C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XXI, 1845.
- GUMILEWSKI, *Ueber Resorption in Dunndarm*. Pfluger's Archiv, Bd XXXIX, 1886.
- GUNTHER, *Report of the voyage of « Challenger », 1880-89* (Fisches).
- J.-G. HAASE, *De vasis cutis et intestinorum absorbentibus*. Lipsiæ, 1768*.
- HARO, *Notice anatomique sur le Squalé bleu*. Metz, 1839.
- C. HASSE, *Naturl. system der Elasmobranchier*. Iena, 1885.
- G. HAUS, *Beitrage zur anatomie und Histologie des Darmkanales bei Anarrhichas lupus*. Internat. Monatschrift für Anat. und Physiol., Bd XIV, 1897.
- R. HEIDENHAIN, *Die Absorptionswege des Fettes*. Molleschotts Untersuch. zur Naturlehre, Bd IV, 1858, et Allg. mediz. Centralztg. Berlin, 1858*.
- A. HELLER, *Ueber die Blutgefasse des Dunndarmes*. Bericht d. math. physichen Kl. d. Konigl. sachs. Ges. d. Wissench., Bd XXIV, 1872*.
- J. HENLE, *Symbolæ ad anatomiam villorum intestinalium imprimis eorum epithelii et vasorum lacteorum*. Commentatio academica. Berolini, 1837.
- HEWSON [1], *An account of the Lymphatic system... in Fish*. Philosoph. Trans. t. LIX, 1769.
- [2], *Experimental inquiries, 2^e part. Descript. of the lymphatic system*. Works... London, 1774.
- [3], *Opus posthumum, sive rubrarum particularum, et fabricæ ususque glandularum lymphaticarum, thymi et lienis*. Descriptio iconibus illustrata - Anglice edidit magnus Falconar. Latine vertit et notas addidit Jacobus Thiensius van de Wynpersse. Lugduni Batavorum, 1785.
- F. HOCHSTETTER, *Beitrage zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische*. Morphol. Jahrb., t. XIII, 1888.
- HENLEIN, *Descriptio systematis venæ portarum in homine et quibusdam brutis*. Francofurti, 1808*.

- HOFFMANN [1], *Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den selachiern*. Morphol. Jahrb., Bd XIX, 1893.
- [2], *Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern*. Morphol. Jahrb., Bd XX, 1894.
- HOLLANDER, *Quæstiones de corpusculorum solidorum e tractu intestinali in vasa sanguifera transitu*. Dissert. inaug. Dorpat, 1836. Virchow's Archiv f. pathol. Anat., Bd XI, 1857 *.
- E. HOME [1], *Anat. account of the Squalus maximus*. Phil. Transact., 1809.
- [2], *Appendice au précédent travail*. Phil. Transact., 1813.
- [3], *Lectures on comparative anatomy*. London, 1814.
- G.-S. HOPKINS, *The lymphatics and enteric Epithelium of Amia calva*. The Wilder quarter century book, 1893 *.
- G.-B. HOWES, *On the intestinal canal of the Ichthyopsida, with especial reference to its arterial supply and the appendix digitiformis*. Journ. of the Linnean Society, Zoology, vol. XXIII, 1891, London.
- HYRTL [1], *Système vasculaire des Poissons*. Ann. Sc. nat., t. XX, 1843.
- [2], *Ueber die caudal und kopf sinuse der Fische und das damit zu sammenhangende seitengefäß-system*. Muller's Archiv für Anat. und Physiol., 1843.
- [3], *Système vasculaire des Raies*. L'Institut, t. XXV, 1857.
- [4], *Arterielle gefäß-system der Rochen*. Denkschriften der Math. naturwiss. Kl. d. k. Akad. Wien, 1858.
- W.-H. JACKSON and W.-B. CLARKE, *The Brain and cranial nerves of Echinorhinus spinosus, with notes on the other viscera*. Journ. of Anat. and Physiol., t. X, 1876.
- JACOBSON, *De systemate venoso peculiari in permultis animalibus observato*. Copenhagen, 1821.
- S. JOURDAIN [1], *Sur le système lymphatique de Gadus morrhua*. Ann. Sc. nat., t. VIII, 1867.
- [2], *Coup d'œil sur les systèmes veineux et lymphatique de la Raie bouclée*. Paris, 1868.
- R. KANTOROWICZ, *Ueber Bau und Entwick. des Spiraldarms der Selachier*. Zeitschrift für Naturwissenschaften, t. LXX, 1897.
- S. KNEELAND, *Dissection of Scymnus brevispinna*. Boston Journal of Natural history, t. V, 1847.
- R. KNER [1], *Ueber die Verschiedenheiten der Blinddarme bei den Salmonen*. Wiener Sitzungsber. d. Math. nat. Kl., t. VI, 1851 *.
- [2], *Ueber die Magen und Blinddarme der Salmoniden*. Wiener Sitzungsber. d. Math. nat. Kl., t. VIII, 1852.
- KOLLIKER, *Einige Bemerkungen ueber die Resorption des Fettes in Darme, ueber das vorkommen einer physiologischen Fettleber bei jungen Säugethieren und ueber die Funktion der Milz*. Verhdl. d. phys. med. Ges. zu Würzburg, t. VII, 1857 *.
- L. KREHL, *Ein Beitrag zur Fettresorption*. Arch. für Anat. und Physiol. anat., 1890 *.
- C. KRUENBERG [1], *Versuche zur vergleichenden physiol. d. Verdauung, mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei d. Fische*. Untersuch. aus d. phys. Inst. d. Univers. Heidelberg, Bd I, 1877-78 *.
- [2], *Zur Verdauung bei den Fischen*. Untersuch. aus d. physiol. Inst. zu Heidelberg, 1882 *.
- N. KULTSCHITZKY [1], *Zur Frage nach dem haut und dem Mechanismus der Resorption*. Charkow, 1882 (en russe) *.

- N. KULTSCHITZKY, [2], *Beitrage zur Kenntniss des Darmkanals der Fische*. Denkschr. der neurussischen Gesellsch. d. Naturforsch., t. XII, 1887. Odessa (en russe)*.
- K. KYRKLUND, *Studien ueber Fettresorption im Dunndarm*. Helsingfors, 1886*.
- LACAUCHIE [1], *Mémoire sur la structure et le mode d'action des villosités intestinales*. C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XVI, 1843.
- [2], *Études hydrotomiques et micrographiques*. Paris, 1844.
- LAFITE-DUPONT, *Sur le système veineux des Sélaciens*. Trav. du labor. de la station zool. d'Arcachon, 1898.
- LAMBL, *Ueber die Epithelialzellen der Darmschleimhaut als Schutzorgane und der mechanismus der Resorption*. Wiener med. Wochenschr. Wien, 1859*.
- C. LANGER, *Ueber Lymphgefasse des Darmes einiger Susswasserfische*. Wiener Sitzungsber. d. math. nat. Kl., t. LXII, 1870*.
- P. LANGERHANS, *Untersuchungen ueber Petromyzon Planeri*. Verhdl. d. naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B., 1873.
- E.-A. LAUTH, *Mémoire sur les vaisseaux lymphatiques des Oiseaux et sur la manière de les préparer*. Ann. Sc. nat., t. III, 1^{re} sér., 1824.
- LEBKUCHNER, *De permeabilitate tunica vasorum*. Tubingue, 1819.
- B. LEE et HENNEGUY, *Traité des méthodes techniques de l'Anatomie microscopique*, 2^e édit. Paris, 1896.
- LEGOIS, *Recherches sur les tubes de Weber et le pancréas des Poissons osseux*. Ann. des Sc. nat., t. XVII, 1872-73, et t. XVIII, 1873.
- LEYDIG [1], *Zur Anat. und Physiol. d. Chimæra monstrosa*. Muller's Archiv f. Anat. und Physiol., 1851 et 1859.
- [2], *Beitrage zur Rochen und Haie*. Leipzig, 1852.
- [3], *Beitrage zur Fische und Reptilien*. Berlin, 1853.
- [4], *Einige histologische Beobachtungen ueber den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis)*. Muller's Archiv, 1853.
- [5], *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*. Frankfurt, 1857. (Traduit en français par LAHILONNE. Paris, 1866.)
- J. LIEBERKUHN, *Dissertatio anatomica physiologica de fabrica et actione villorum intestinorum tenuium*. Lugduni Batavorum, 1745.
- LIPPI, *Illustrazioni fisiologiche et patologische del sistema linfatico chilifero mediante la scoperta di un gran numero di comunicazione dieno col venoso*. Firenze, 1825.
- H. LORENT, *Ueber den Mitteldarm von Cobitis fossilis*. Archiv f. mikrosk. Anat., t. XV, 1878.
- L. LOUGE, *Contribution à l'étude histologique du système veineux*. Paris, 1880.
- LUCKAU, *Ueber die Magen und Darmverdauung bei einigen Fischen*. Inaug. dissert. Königsberg, 1878.
- MAGENDIE, *Mémoire sur les organes de l'absorption chez les Mammifères*. Journ. de Physiol. de Magendie. Paris, t. I, 1821.
- MAGENDIE et DESMOULINS, *Sur l'anatomie de la Lamproie*. Journ. de Physiol. de Magendie. Paris, t. II, 1822.
- MARFELS, *Recherches sur la voie par laquelle de petits corpuscules solides passent de l'intestin dans l'intérieur des vaisseaux chylières et sanguins*. Ann. Sc. nat. Zool., t. V, 4^e série, 1856.
- MASCAGNI [1], *Prodrome d'un ouvrage sur le système des vaisseaux lymphatiques*. Sienne, 1784.
- [2], *Vasorum lymphaticorum corporis humani historia et iconographia*. Scnis, 1787.
- P. MAYER [1], *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen gefasssystem*

- bei den Selachiern. Mittheil. aus de Zool. station zu Neapel, t. VII, 1887.
- P. MAYER [2]. Ueber Eigenthümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachiern. Mittheil. aus d. Zool. station zu Neapel, t. VIII, 1888.
- [3], Ueber den Spinaldarm der Selachier. Mittheil. aus d. Zool. station zu Neapel, t. XII, 1892.
- [4], Ueber die ersten stadien der Gefasse bei den Selachiern. Anat. Anzeiger, 1893 et 1894.
- MAZZA, Sul tubo gastro enterico della Cephaloptera giorna. Ann. del Museo civico di Storia naturale di Genova, vol. X, 2^e sér., 1891.
- MAZZA et PERUGIA, Sulla glandola digitiforme (Leydig) nella Chimæra monstrosa. Boll. Mus. di Zool. di R. univ. di Genova, 1894.
- J.-P. MECKEL, *Traité général d'Anatomie comparée* (traduction française), Paris, 1836.
- MELNIKOW, Ueber die Verbreit ungsweise der Gefasse in den Hauten des Darmkanals von *Lota vulgaris*. Muller's Arch., 1886.
- H. MILNE-EDWARDS, *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparées de l'homme et des animaux*, t. III et VI. Paris, 1858-60.
- A. MILNE-EDWARDS [1], *Rapport sur les travaux de la Commission chargée d'étudier la faune sous-marine...* Archives des Missions scientifiques et littéraires, 3^e série, t. IX. Paris, 1882.
- [2], *Considérations générales sur la faune carcinologique des grandes profondeurs de la mer des Antilles et du golfe du Mexique*. C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XCII, 1884.
- MITROPHANOW, *Étude embryogénique sur les Sélaciens*. Arch. Zool. exp. Paris, 1893.
- A. MONRO [1], *De venis lymphaticis valvulosis et de earum in primis origine*. Berolini, 1757.
- [2], *The structure and physiol. of Fishes, explained and compared with those of man and others animals*. Edinburgh, 1785.
- E. MOREAU, *Histoire naturelle des Poissons de la France*, 3 vol. et suppl., Paris, 1881 (pour l'Anatomie, voy. le t. I).
- A. MULLER, *Sur le développement des Lamproies*. Ann. Sc. nat. Zool., t. V, 1836.
- J. MULLER [1], *Ueber den Chylus und die Resorption im Darmkanal*. Poggendorff's Annalen, 1832*.
- [2], *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden*. Berlin, 1839 (v. Abhdl. de R. Akad. de Wissensch. zu Berlin, 1843; Berlin, 1845).
- Voy. aussi ESCHRICHT.
- H. NEUVILLE [1], *Sur le système porte-hépatique des Squaies*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1896.
- [2], *Remarques anatomiques sur les Squales observés pendant la dernière campagne du yacht « Princesse-Alice »*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1897.
- [3], *Sur les Squales de mer profonde observés à Sétubal (Portugal)*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1897.
- [4], *Sur les vaisseaux intra-intestinaux des Sélaciens*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1897.
- [5], *A propos des termes par lesquels on désigne les formes diverses de la rate des Sélaciens*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1898.
- [6], *Sur la formaldéhyde*. Bull. Soc. Philom. Paris, 1899 (technique).
- [7], *Note préliminaire sur l'endothélium des veines intestinales chez les Sélaciens*. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1900.
- A. OPPEL, *Lehrbuch der vergleichenden mikrosk. Anat. der Wirbelthiere*, vol. I et II. Iéna, 1896-97.

- R. OWEN, *On the Anatomy of vertebrates*, vol. 1 : *Fishes and Reptiles*. London, 1866.
- T. JEFF. PARKER [1], *Venous system of the Skate*. Trans. and Proc. New Zealand Institut, vol. XIII, 1880.
- [2], *Notes on the Anatomy and Embryology of Scymnus lichia*. Trans. and Proc. New Zealand Institut, vol. XV, 1882 (1883).
- [3], *A course of instruction in Zootomy (Vertebrata)*. London, 1884.
- [4], *On the spiral valve in the genus Raia*. Trans. Zool. Soc. London, vol. XI, 1885.
- [5], *On the Blood-vessels of Mustelus antarcticus. A contribution to the Morphology of the vascular system in the Vertebrata*. Phil. Trans. R. Soc. London, vol. CLXXVII, 1886 (1887).
- CL. PERRAULT [1], *Description anatomique d'un Renard marin. Mémoires pour servir à l'Histoire naturelle des animaux*. Paris, imp. Roy, 1676, vol. I.
- [2], *Essais de physiologie*, 1680.
- ED. PERRIER, *Traité de Zoologie*. Paris, 1893.
- PHISALIX, *Recherches sur l'anatomie et la physiologie de la rate chez les Ichthyopsidés*. Arch. Zool. expér., 2^e série, vol. III, 1885.
- A. PILLIET [1], *Sur la structure du tube digestif de quelques Poissons de mer*. Bull. Soc. Zool., t. X, 1885.
- [2], *Note sur la structure du tissu adénoïde dans le tube digestif des Poissons cartilagineux*. C. R. Soc. biol. Paris, 1890.
- PREUSSE, *Die Fettresorption im Dunndarm*. Arch. f. Tierheilkunde, vol. XI, 1885 *.
- C. RABL, *Ueber die Entwicklung des Venensystems der Selachier*. Festschrift zum siebenzigsten geburstage Rudolf Leuckart's, 1892.
- P. RAFFAELE, *Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei*. Mitt. der Zool. station zu Neapel, vol. X, 1892.
- L. RANVIER [1], *Leçons d'anatomie générale*, 2 vol. Paris, 1880.
- [2], *Traité technique d'Histologie*, 2^e édit., Paris, 1889.
- H. RATHKE [1], *Anatomische physiologische Bemerkungen*. Meckel's Deutsches Archiv für die Physiologie, t. VIII, 1823.
- [2], *Ueber die Leber und das Pfortadersystem der Fische*. Arch. für Anat. und Physiol., 1826.
- [3], *Bemerkungen ueber den inneren Bau der Pricke, oder des Petromyzon fluviatilis L.*, Dantzig, 1826.
- [4], *Zur Anatomie der Fische*. Müller's Arch. für Anat. und Phys., 1836, 1837, 1838.
- F. RECKLINGHAUSEN, *Zur Fettresorption*. Arch. für Pathol. Anat. und Physiol., t. XXVI, 1863 *.
- J. RENAULT [1], *Sur l'épithélium fenêtré des follicules clos de l'intestin du Lapin, et de ses stomates temporaires*. Gaz. méd. Paris, 6^e série, vol. V, 1883.
- [2], *Traité d'Histologie pratique*. Paris, 1889.
- A. RETZIUS [1], *Observationes in Anatomiam chondropterygiorum, principua Squalis et Rajæ generum*. Lundæ, 1819.
- [2], *Beitrage zu der Anatomie der Ader und Nervensystem der Myxine glutinosa*.
- N. RICCI, *Intorno alla speciale forma e struttura dello stomaco di alcuni pesci*. Rendic. dell' Accad. science di Napoli, Anno XIV, 1875.
- CH. ROBIN [1], *Traité du Microscope*. Paris, 1871.
- [2], *Sur les vaisseaux lymphatiques des Poissons*. Arch. gén. de méd. (partie anatomique), 1845, et Revue zoologique de Guérin. Paris, 1845.

- CH. ROBIN [3], *Note sur le système lymphatique des Raies et des Squales*. L'Institut. Paris, t. XIII, 1843.
- [4], *Système veineux des Poissons cartilagineux*. C. R. Acad. des Sc., vol. XXI, 1843.
- [5], *Sur quelques particularités du système veineux de la Lamproie marine*. Bull. Soc. Philom. Paris, 1846.
- [6], *Mémoire sur l'anatomie des lymphatiques des Torpilles, comparée à celle des autres Plagiostomes*. Journ. Anal. et Physiol., t. IV, 1867.
- [7], *Mémoire sur les dispositions anatomiques des lymphatiques des Torpilles comparées à celles des autres Plagiostomes*. C. R. Acad. des Sc. Paris, 1867.
- [8], *Leçons sur les vaisseaux capillaires et sur l'inflammation*. Paris, 1867.
- J. RUCKERT [1], *Ueber die Entstehung der endothelialen Aulagen des Herzens und der ersten gefass-stamme bei Selachier embryonen*. Biol. Centralblatt, t. VIII, 1888.
- [2], *Ueber die Entwicklung des spiraldarms bei Selachiern*. Arch. Entwickl., vol. IV, 1896.
- [3], *Ueber Spiraldarmentwicklung von Pristiurus*. Verhandlungen Anat. Gesell., 1896.
- RUSCONI, *Lettre sur une nouvelle méthode pour injecter le système lymphatique des Reptiles*. Anat. Sc. nat., 2^e sér., t. XVII, 1842.
- SAPPEY [1], *Injection, préparation et conservation des vaisseaux lymphatiques*. Paris, 1843.
- [2], *Études sur l'appareil mucipare et le système lymphatique et veineux chez les Poissons*. Paris, 1879.
- [3], *Description et iconographie des vaisseaux lymphatiques chez l'Homme et les Vertébrés*. Paris, 1885.
- E.-A. SCHAFER, *On the part played by amœboid cells in the process of intestinal absorption*. Intern. Monatsch. f. Anat. und Histol., vol. II, 1885.
- F. SCHMID, *Ueber die Leber und das Pfortadersystem der Fische*. Augsburg, 1849.
- A. SCHNEIDER, *Beitrage zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*. Berlin, 1879.
- SCHENLEIN et WILLEM, *Observations sur la circulation du sang chez quelques Poissons*. Bull. scient. de la France et de la Belgique, t. XXVI, 1894.
- MAX. SCHULTZE, *Sur le développement des Petromyzons*. C. R. Acad. des Sc. Paris, t. XLIII, 1856.
- W.-B. SCOTT [1], *Beitrage zur Entwickl. der Petromyzonten*. Morphol. Jahrb., vol. VII, 1881.
- [2], *The embryology of Petromyzon*. Journ. of Morphol., t. I, 1887.
- P. DE SÈDE, *Sur l'appareil vasculaire superficiel des Poissons*. C. R. Acad. des Sc. Paris, t. CII, 1886.
- SIEBOLD et STANNIUS [1], *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, Berlin, 1846.
- *Nouveau manuel d'Anatomie comparée*. Paris.
- [2], *Handbuch des Zootomie*. Berlin, 1854.
- THOMA, *Die Ueberwanderung farbloser Blutkörperchen von dem Blut in das Lymphgefass-system*. Heidelberg, 1873*.
- C. TOLDT, *Blutgefasse des Darmkanals*. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig, 1871.
- TURNER [1], *A contribution to the visceral anatomy of Læmargus borealis*. Journ. of Anat. and Phys., t. VII, 1873, et t. VIII, 1874.
- [2], *Echinorhinus spinosus*. Journ. of Anat. and Phys., t. IX, 1875.
- L. VAILLANT, *Poissons du « Travailleur » et du « Talisman »*. Paris, 1888.

- C. VOGT, *Ueber die schleimgänge der Fische*. Amtlicher Bericht ueber die versammlung der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte zu Mainz, 1842.
- C. VOGT et E. YUNG, *Traité d'Anatomie comparée*. Paris, 1888.
- H.-W. WAALEWIJN, *Bijdrage tot de Histologie van den Viscdarm*. Akademisch Proefschrift. Leiden, 1872 *.
- H. WATNEY, *The minute anatomy of the Alimentary canal*. Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., t. CLXVI; Quarterly Journ. microscop. Sc., 14^e sér., t. XVII, 1877; *Proced. Roy. Soc. London*, t. XXII, 1874, et t. XXIV, 1876.
- M.-J. WEBER, *Beschreibung nebst Abbildungen des Zwerchfelles einer aus gewachsenen weiblichen Phoca vitulina*. Arch. für Anat. und Physiol., 1840.
- O. WIEMER, *Ueber den mechanismus der Fettresorption*. Pflüger's Archiv f. d. Ges. Physiol., t. XXXIII, 1884.
- W. WITTICH, *Beitrage zur Frage ueber Fettresorption*. Virchow's Arch., t. II, 1857 *.
- E. YUNG, *Recherches sur la digestion des Poissons*. Arch. Zool. exp. Paris, 1899.
- ZAWARYKIN [1], *Ueber die ersten chyluswege*. Bull. Akad. Sc. Saint-Pétersbourg, t. XIII, 1869.
- [2], *Verlauf der chylusbahnen im Dunndarm*. Mém. Acad. Sc. Saint-Pétersbourg, t. XIV, 1869.
- [3], *Ueber die Fettresorption im Dunndarm*. Pflüger's Archiv f. d. Ges. Physiol., t. XXXI, 1883.
- [4], *Einige die Fettresorption im Dunndarm betreffende Bemerkungen*. Pflüger's Arch. f. d. Ges. Physiol., t. XXXV, 1885.
- [5], *Beitrage zur Frage ueber die Fettresorption*. Pflüger's Arch. f. d. Ges. Physiol., t. XI, 1887.



H. NEUVILLE. — *Etude de la vascularisation intestinale.*

LÉGENDE

Fig. I. — *Petromyzon marinus*. — Coupe transversale de l'intestin, au niveau où il est rejoint par sa bride veineuse. 1, artère intra-intestinale ; 2, coupe de la bride veineuse déjà incluse dans la paroi intestinale ; 3, veine intra-intestinale, incomplètement remplie par la masse à injection ; 4, 4, artérioles intestinales ; v, valvule. La communication de la cavité des *lamæ* ou *villosités* avec les lacunes sous-jacentes est très nette dans la partie droite de la valvule. Grossissement : 20 diamètres.

Fig. II. — *Petromyzon marinus*. — Coupe transversale dans la région moyenne de l'intestin. 1, artère intra-intestinale ; 2, veine intra-intestinale, incomplètement remplie par la masse ; 3, artériole intestinale. Grossissement : 40 diamètres.

Fig. III. — *Raja mosaïca*. — Coupe transversale dans les parois de l'intestin valvulaire, au niveau de l'un de ses cercles artérioso-veineux. 1, artère ; 2, 2, les deux branches de la veine qui accompagne l'artère ; v, valvule. On remarque de nombreuses lacunes dans la sous-muqueuse des parois intestinales et de la valvule. Grossissement : 14 diamètres.

Fig. IV. — *Raja mosaïca*. — Coupe du bord libre de la valvule. 1, artère intra-intestinale ; 2, 2, les deux branches de la veine intra-intestinale. Les lacunes sont très nombreuses et très visibles. Grossissement : 10 diamètres.

Préparations colorées à la liqueur de Van Gieson modifiée (Voy. *Technique*) ; les n^{os} I, II et III ont été au préalable injectés à la gélatine (bleu de Prusse), le n^o IV a été injecté à la liqueur de Renaut.

(Microphotographies de F. Monpillard).

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° BOTANIQUE. — FERMENTATIONS PRODUITES PAR LES CHAMPIGNONS; LEUR RÔLE DANS L'INDUSTRIE ALCOOLIQUE DE L'EXTRÊME-ORIENT.

2° GÉOLOGIE. — COMPARAISON DES DÉPÔTS DE CHARBON DU TONKIN AVEC CEUX DU MÊME ÂGE DES AUTRES RÉGIONS.

Vu et approuvé : Paris, le 22 décembre 1900.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer,

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

